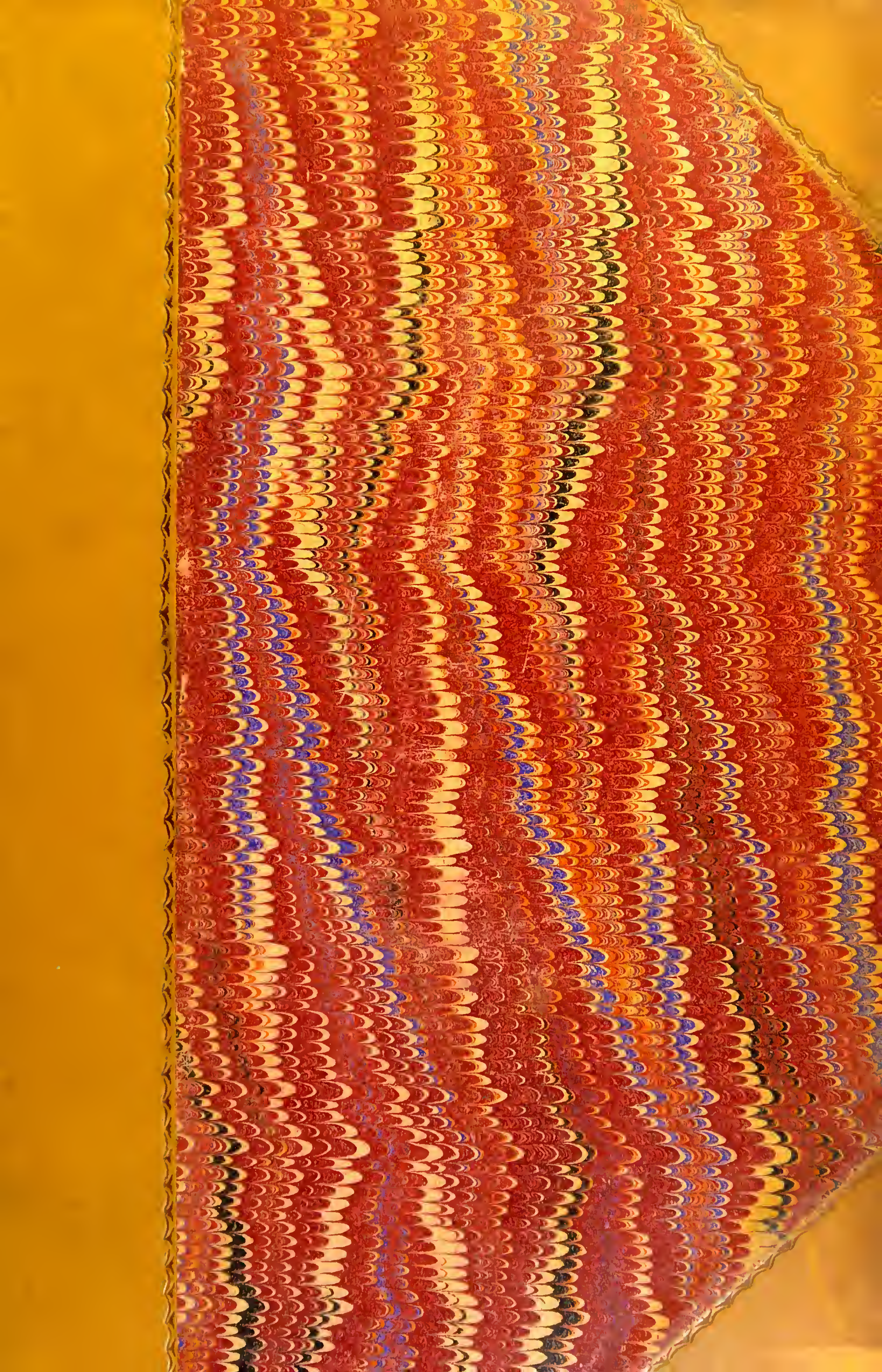


LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. E. KORSCHELT UND PROF. K. HEIDER

IN MARBURG I. H. IN BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

Poriferen, Cnidarier, Ctenophoren, Crustaceen, Palaeostraken, Insecten, Molluscoiden, Entoprocten, Tunicaten, Cephalochorda, bearbeitet von K. Heider.

Vermes, Enteropneusten, Echinodermen, Arachniden, Pentastomen, Pantopoden, Tardigraden, Onychophoren, Myriopoden, Mollusken, bearbeitet von E. Korschelt.

MIT 899 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1893.

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

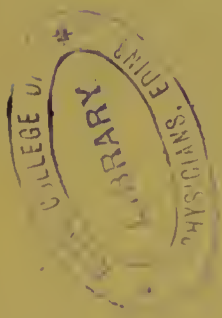
VON

PROF. E. KORSCHELT UND PROF. K. HEIDER
IN MARBURG I. H. IN BERLIN.

SPECIELLER THEIL.

DRITTES HEFT.

MIT 359 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1893.

XXV. Capitel.

AMPHINEUREN.[1])

Systematik: A. Solenogastres.

Neomenia — Proneomenia — Dondersia — Chätoderma.

B. Chitones.

Chiton.

Es scheint, dass man in den Amphineuren die niedersten Vertreter des Molluskentypus vor sich hat, zumal Formen wie Proneomenia mit langgestrecktem, beinahe drehrundem und äusserlich ganz wurmähnlichem Körper, welcher sich auch wie der eines Wurmes aufzuringeln vermag (Fig. 687), deuten bei dem Fehlen der sonst für die Mollusken so charakteristischen Schale (bezw. der embryonalen Schalenanlage) darauf hin. Leider ist die Entwicklung gerade derjenigen Formen, welche man mit für die ursprünglichsten zu halten geneigt ist, nicht bekannt, wie man überhaupt nur wenig über die Entwicklung der Amphineuren weiss. Am besten ist noch die Entwicklung von Chiton studirt worden (Lovén, Kowalevsky) und neuerdings hat man auch einiges von der Entwicklung eines vor noch nicht langer Zeit aufgefundenen Solenogasters (Dondersia) kennen gelernt (Pruvot No. 13). Da die Chitonentwicklung eingehender bekannt und diejenige der letztgenannten Form vielfach darauf zu beziehen ist, so wenden wir uns ihr zuerst zu.

[1]) **Mollusken.**
I. Amphineuren.
II. Lamellibranchier.
III. Solenoconchen.
IV. Gastropoden.
V. Cephalopoden.
Ueber die Anordnung dieser Abtheilungen der Mollusken und ihrer Beziehung zu einander wird im XXX. Capitel gesprochen werden.

I. Die Entwicklung von Chiton.

Nachdem bereits vor langen Jahren Sven Lovén die Larven und deren Entwicklung beschrieben hatte (No. 10), ist die Chitonentwicklung später durch Alex. Kowalevsky unter Zuhilfenahme moderner Methoden wieder aufgenommen worden (No. 6—8).

Die Ablage und Beschaffenheit der Eier. Die Eier werden im unbefruchteten Zustande aus den Genitalgängen in den Kiemenraum des Weibchens gebracht, wo sie durch das vom Männchen in's Wasser entlassene Sperma befruchtet werden, um sodann einzeln oder in Gruppen zur Ablage zu kommen. Sie werden dann frei im Wasser aufgefunden; doch kann auch, wie bei Chiton polii das Weibchen die Eier bis zur Reife des Embryos im Kiemenraum aufbewahren. Die Eier sind von einer Hülle umgeben, welche eine polygonale Felderung und, darauf sich erhebend, ziemlich hohe, stachelähnliche Aufsätze zeigt. Die Form der letzteren variirt bei den verschiedenen Arten und Genera. Das Ei selbst scheint nicht sehr dotterreich zu sein.

1. Die Furchung und Keimblätterbildung.

Die Furchung der Eier ist anfangs ziemlich äqual. Das Ei wird durch zwei Meridionalfurchen in vier ungefähr gleich grosse Blastomeren zerlegt. Im Stadium von acht Blastomeren macht sich aber bereits eine Differenz der am animalen Pol gelegenen Furchungskugeln geltend, indem sich vier grössere (vegetative) und vier etwas kleinere (animale) Blastomeren unterscheiden lassen. Der animale Pol ist durch die ziemlich genau an den Schnittpunkt der Furchungsebenen gelegenen Richtungskörper gekennzeichnet. Auch bei der weiteren Theilung bewahren die Blastomeren der vegetativen Hälfte zunächst einen grösseren Umfang, während die am animalen Pol gelegenen sich rascher theilen und dadurch an Grösse abnehmen. Wie in den ersten Stadien macht sich auch in den späteren eine gewisse Uebereinstimmung mit den bei den Gastropoden obwaltenden Verhältnissen geltend, für welche ein aus vier Makro- und vier Mikromeren bestehendes Stadium besonders charakteristisch ist (Fig. 580 *C*, pag. 994). Darin spricht sich eine Art radiärer Gestaltung des Keimes aus, die bei den Gastropoden auf etwas späterer Stufe noch mehr hervortritt (Fig. 580 *D* und *E*) und nach Kowalevsky's Abbildungen auch bei Chiton in ähnlicher Weise angetroffen wird. Anfangs scheint die Vermehrung der Zellen in sehr regelmässiger Weise zu erfolgen, während dies später weniger der Fall ist.

Als Resultat der Furchung ergiebt sich eine etwas abgeplattete und daher halbkugelförmige Keimblase, deren vegetativer Pol aus verhältnissmässig wenigen, aber sehr umfangreichen Zellen gebildet wird (Fig. 541 *A*). Mit fortschreitender Theilung der Zellen erfolgt an ihr die Einstülpung der vegetativen Hälfte (*B*). Dabei wurde die auch vorher nur wenig umfängliche Furchungshöhle verdrängt. Die anfangs mehr niedergedrückte Invaginationsgastrula (*B*) streckt sich sodann in der Richtung der Längsaxe (*C*). Auch der Urdarm wird umfangreicher. An ihm treten in der Nähe des Blastoporus zwei Zellen von besonders grossem Umfang gegen die übrigen hervor (Fig. 541 *C*, *m*). Diese zunächst in der Continuität des Entoderms liegenden Zellen, sowie andere, welche neben ihnen gelegen sind, stellen die Anlage des

mittleren Keimblattes dar. Sie rücken bald aus der Reihe der Entodermzellen in die Furchungshöhle hinein (*D*, *m*). Zunächst scheint die so entstandene Anlage des Mesoderms, ihrer Bildungsweise entsprechend, eine regelmässige bilaterale Anordnung zu besitzen, d. h. man sieht zwei

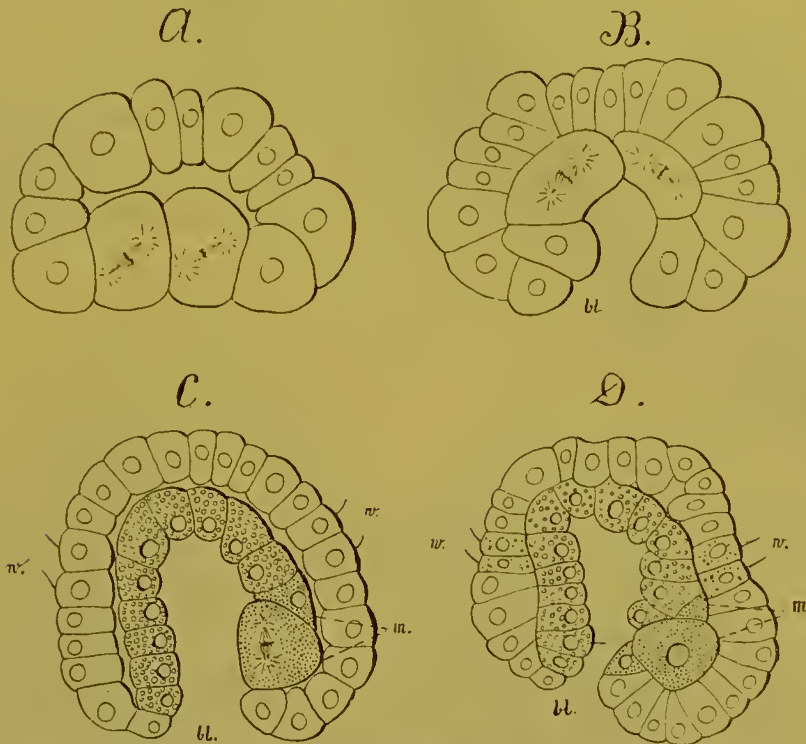


Fig. 541. *A—D* Schnitte durch Embryonen von Chiton polii auf dem Stadium der Blastula und Gastrula (nach Kowalevsky).
bl Blastoporus, *m* Anlage des Mesoderms, *w* Anlage des Wimperkranzes.

Gruppen grösserer Zellen neben dem Blastoporus gelegen. Diese regelmässige Anordnung geht jedoch bald verloren, indem sich die Zellen, welche weitere Theilungen durchmachen, zerstreuen. Insofern, und vielleicht auch seiner Entstehungsweise nach, lässt sich das Verhalten des Mesoderms von Chiton mit demjenigen anderer Mollusken (Lamellibranchiaten, pag. 930, Gastropoden, pag. 1000) vergleichen.

2. Die Ausbildung der Larvenform.

Noch ehe die Bildung der Keimblätter soweit fortschreitet, wie dies dargestellt wurde, vollziehen sich auch Aenderungen in der äusseren Gestalt des Embryos. Zunächst zeichnen sich im Umkreis der Gastrula zwei hinter einander liegende Reihen von Zellen dadurch aus, dass sie Wimpern erhalten (Fig. 541 *C*, *w*), wodurch ein vorderer von einem hinteren Abschnitt der Larve geschieden wird. Desgleichen bedeckt sich eine, an dem der Einstülpungsöffnung abgewendeten Pole liegende Gruppe von Zellen mit Wimpern. Die beiden Gebilde stellen die Anlagen des Wimperkranzes und des Wimperbüschels am Scheitelpol der Larve dar (Fig. 542 und 543 *w* und *ws*). Ganz ähnlich gestaltete Embryonalstadien werden bei anderen Mollusken, z. B. Patella, angetroffen (Fig. 590, pag. 1006). Aus zwei Reihen von Zellen sehen wir den prä-

oralen Wimperkranz auch bei den Muschellarven gebildet. Diese Zweireihigkeit scheint das gewöhnliche Verhalten darzustellen; bei Patella sind allerdings drei Zellreihen vorhanden (Fig. 592 und 593, pag. 1007).

Mit der Streckung des Körpers in der Richtung der Hauptaxe nimmt der bisher polar gelegene Blastoporus eine andere Lage und Form an. Er rückt nämlich an der Seite der Larve, welche der späteren Ventralfläche entspricht, allmählich gegen den Wimperkranz hin, indem die Dorsalseite eine grössere Ausbreitung erfährt (Fig. 541 *B*–*D*). Während die Form des Blastoporus vorher ungefähr kreisrund war, zieht er sich bei seiner Lageveränderung etwas in die Breite und nimmt, so weit sich dies aus der gegebenen Darstellung erkennen lässt, zunächst die Form eines quer gerichteten Spaltes an (Fig. 543 *B*). Unterdessen

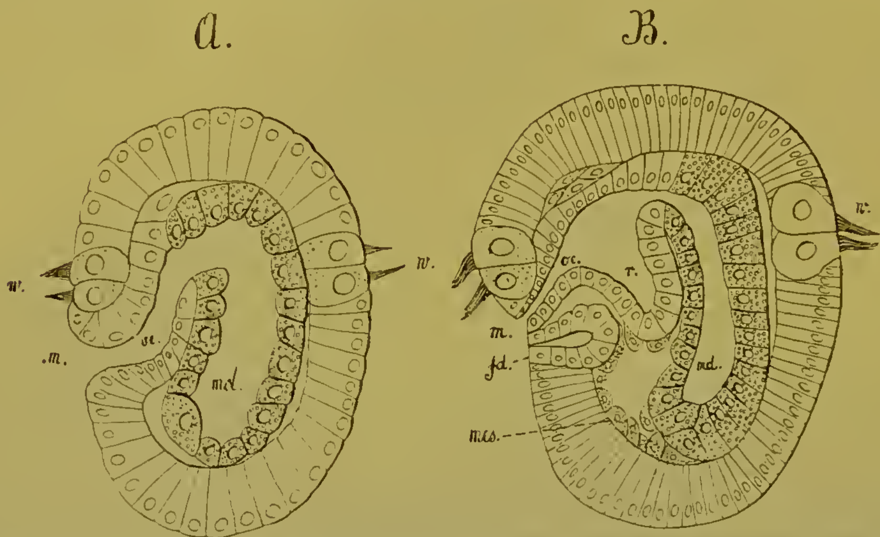


Fig. 542. *A* und *B* Mediane Längsschnitte durch Embryonen von Chiton polii auf verschiedener Altersstufe (nach Kowalevsky).
fd Fussdrüse, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oe* Vorderdarm, *r* Radulasack, *w* Wimperkranz.

rückt die Oeffnung immer mehr gegen den Wimperkranz hin und wird schliesslich unmittelbar hinter diesem gefunden (Fig. 542 *A*). Diese spaltförmige Oeffnung entspricht aber jetzt nicht mehr völlig dem Blastoporus, da sich das denselben umgebende Ectoderm in die Tiefe senkt und dadurch der eigentliche Urmund an das innere Ende eines sich mehr und mehr vertiefenden, seitlich comprimirten Ectodermrohres zu liegen kommt (Fig. 542 *A*, *oe*). Die Ectodermeinstülpung stellt die Anlage des Vorderdarmes dar. An ihr tritt später in Form einer ventralen Aussackung die Radulatasche auf (Fig. 542 *B*, *r*).

Die geschilderte „Verschiebung" des Blastoporus zeigt grosse Uebereinstimmung mit den Vorgängen, welche wir bei den Gastropoden (pag. 1019) kennen lernen werden, und man ist geneigt, hier wie dort an einen von hinten nach vorn erfolgenden Schluss eines ursprünglich spaltförmigen Blastoporus zu denken.

Durch das stärkere Wachsthum der hinter dem Wimperkranz gelegenen Parthie tritt der vorher überwiegende vordere Abschnitt mehr zurück (Fig. 541 und 542). Der jetzt etwa birnförmig gestaltete Embryo kann bereits auf diesem Stadium frei werden. So verhält es sich z. B.

bei dem von Lovén untersuchten Chiton marginatus. Die Larven dieser Form tragen am Scheitelpol einen langen Wimperschopf (Fig. 543 *A*). Bei anderen Chitonen verbleiben die Embryonen länger im Ei und nähern sich, ehe sie zu freiem Leben gelangen, schon mehr der Gestaltung des ausgebildeten Thieres (Fig. 543 *C*).

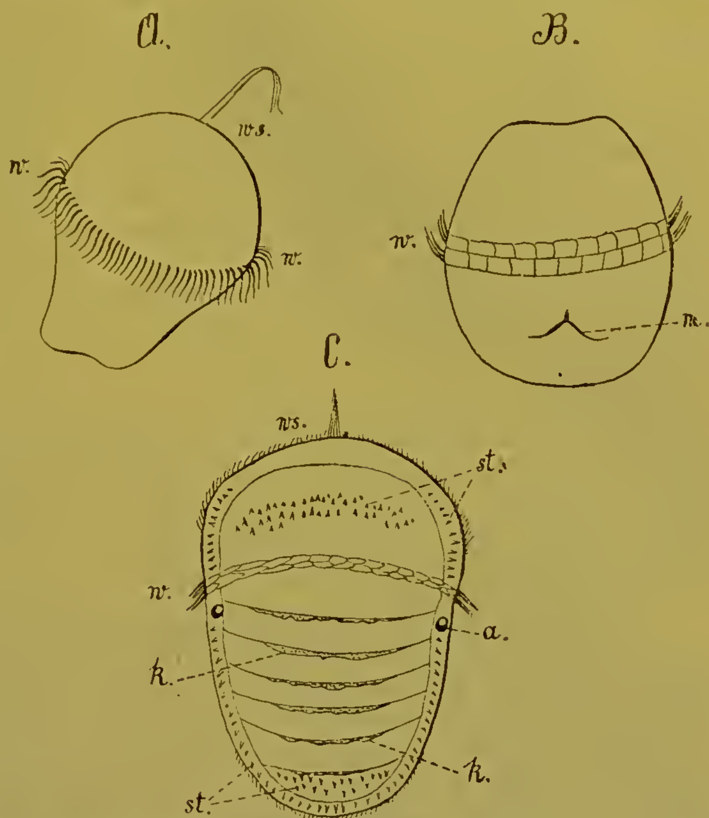


Fig. 543. *A* Larve von Chiton marginatus nach Lovén *B* Embryo und *C* Larve von Chiton polii (nach Kowalevsky).

a Auge, *k* Anlage der Kalkplatten, *m* Mund, *st* Stacheln, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

Die Chitonlarven zeigen Aehnlichkeit mit den Larven der Anneliden, und da wir bei anderen Mollusken die Trochophoraform in einer mit den Annelidenlarven höchst übereinstimmenden Weise wiederfinden (vgl. Fig. 558, 591, 593), so werden wir auch hier zu einer solchen Vergleichung berechtigt sein, wenn auch die Uebereinstimmung nicht eine so vollständige ist. Wir sehen einen präoralen Wimperkranz vorhanden. Entstehung und Lage der einzelnen Abschnitte des Darmcanals ist dieselbe wie bei der Trochophora. Ein After ist bei der Larve zunächst nicht vorhanden; der Enddarm tritt erst in späterer Zeit am Körperende in Form einer Ectodermeinsenkung auf (Fig. 549). Ein für die Auffassung der Larven besonders wichtiges Organ, die Scheitelplatte, ist in früheren Stadien nicht vorhanden, doch entsteht das Cerebralganglion später an derselben Stelle, und bei den freischwärmenden Larven von Chiton polii wird es unter dem Wimperschopf des Scheitelpoles gefunden (Fig. 545), darf also als Scheitelplatte gedeutet werden. Demnach würden zu einer vollständigen Vergleichung nur noch die Urnieren fehlen. Diese sind bisher nicht gefunden worden, während sie anderen Molluskenlarven zukommen (pag. 938 und 1015).

3. Die weitere Ausbildung der Larve und die Metamorphose.

Die Veränderungen, welche die Larve erleidet, bestehen zunächst in einem beträchtlichen Wachsthum des postoralen Abschnittes (Fig. 542 und 545), durch welchen Vorgang man an das Auswachsen des postoralen Abschnittes der Annelidentrochophora in den Rumpf des Wurmes erinnert wird (Fig. 120, pag. 177, vgl. hierzu auch Cap. XXX). Hier ist

es besonders die Rückenfläche, welche stark an Umfang zunimmt (Fig. 545). Bei verschiedenen Chitonen vollziehen sich diese Veränderungen noch am Embryo, und da diese Formen besser studirt sind, im übrigen aber die betr. Vorgänge sehr gleichartig verlaufen, so betrachten wir sie bei derartigen Formen.

Zu den Organen, welche wir bereits von der Larve kennen lernten, kommt bereits auf einer ziemlich frühen Entwicklungsstufe ein weiteres hinzu, welches das Aussehen einer sackförmigen Drüse besitzt und hinter der Mundöffnung ausmündet (Fig. 542 *B fd*). Nach Kowalevsky ist dieses Organ, welches er als Fussdrüse anspricht, unpaar und soll aus einer Verdickung und Einsenkung des Ectoderms seinen Ursprung nehmen, obwohl diese Entstehung nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Der „Fussdrüse" entsprechende Bildungen werden wir bei den Gastropoden wieder antreffen. Bei Chiton ist ihre Natur noch nicht völlig festgestellt. Sie scheint später rückgebildet zu werden; zunächst schliesst sich ihr Ausführungsgang. Kowalevsky sieht sie daher für ein Larvenorgan an.

Mit der Verlängerung des postoralen Körpertheiles streckt sich auch der Darm in die Länge (Fig. 545); die Verbindung seines hinteren Theiles mit der Aussenwelt ist aber noch nicht hergestellt. Es wurde bereits früher (pag. 184 und 199) gezeigt, dass bei den Trochophoralarven der Anneliden der After fehlen oder der Darm sich sogar auf einer noch tieferen Ausbildungsstufe befinden kann.

Das Mesoderm, dessen Entstehung aus zwei zuerst in der Continuität des Entoderms und später neben dem Blastoporus in der Furchungshöhle gelegenen Zellengruppen wir bereits früher kennen lernten, ist zellenreicher geworden und hat sich mit dem fortschreitenden Wachsthum der Larve zwischen Ectoderm und Entoderm ausgebreitet. Wie bei seiner Entstehung zeigt es auch jetzt noch eine bilaterale Anordnung, d. h. man findet in ziemlich jungen (ungefähr der Fig. 543 *B* entsprechenden, 12 Stunden alten, oder wenig älteren) Embryonen das Mesoderm in Form zweier compacter Zellstreifen, welche ventral vom Entoderm gelegen sind. Man wird dieselben als Mesodermstreifen ansprechen dürfen, um so mehr, als sie späterhin eine Spaltung erfahren, welche zur Bildung einer dem embryonalen Darm anliegenden (splanchnischen) und einer das Ectoderm bekleidenden (somatischen) Schicht Veranlassung giebt (Fig. 544 *A* und *B*). Die dazwischen gelegene (also paarige Höhlung, *coe*) ist demnach als echtes Cölom anzusehen. Dasselbe kommt früher im vorderen als im hinteren Körpertheil zur Ausbildung. Wenn im ersteren bereits zwei deutliche, beinahe epithelial begrenzte Höhlen vorhanden sind, ist im letzteren noch eine compacte Zellenmasse zu bemerken. Man wird hierdurch ohne Zweifel an die bei den Anneliden obwaltenden Verhältnisse erinnert. Uebrigens soll gleich hier erwähnt werden, dass die geschilderte regelmässige Anordnung des Mesoderms schon bald wieder verloren geht, indem sich die Mesodermzellen in der auch für die übrigen Mollusken charakteristischen Weise in der primären Leibeshöhle verbreiten (Fig. 545, 549). Ein grösserer Complex von Mesodermzellen, welcher zunächst als dichte Masse am hinteren Ende des Körpers liegen bleibt (Fig. 545), liefert später das Hauptmaterial für die Bildung verschiedener Organe (Circulations-, Excretions- und Genitalorgane).

Nach der vorstehenden Schilderung zeigt das Mesoderm bei Chiton ein besonders ursprüngliches Verhalten, da die Cölomsäcke sehr umfangreich sind und der bei weitem grösste Theil des bis zu dieser Zeit gebildeten Mesoderms in Beziehung zu ihnen steht (Fig. 544 *A* und *B*). Bei den anderen Mollusken sind sie weit weniger umfangreich und nehmen nicht die charakteristische Gestaltung an, wie wir sie für die Anneliden kennen gelernt haben. Zumeist erfahren die Mesodermstreifen bereits sehr früh eine Auflösung. In ihrem Rest, wenn nicht gar in den schon zerstreuten Mesodermtheilen, tritt eine Spaltung auf, welche die (dem Cölom entsprechenden) Pericardialhöhlen entstehen lässt. Es wäre von Wichtigkeit zu erfahren, wie sich bei den Amphineuren das Pericardium zu der ersten (bilateralen und gespaltenen) Mesodermanlage verhält, zumal bei ihnen insofern noch sehr ursprüngliche Verhältnisse obwalten können, als die Genitaldrüsen in directer Verbindung mit dem Pericardium stehen und die Geschlechtsproducte also direct in dieses, wie bei den Anneliden in die Leibeshöhle, gelangen und von da durch die Nephridien nach aussen geleitet werden (Solenogastren).

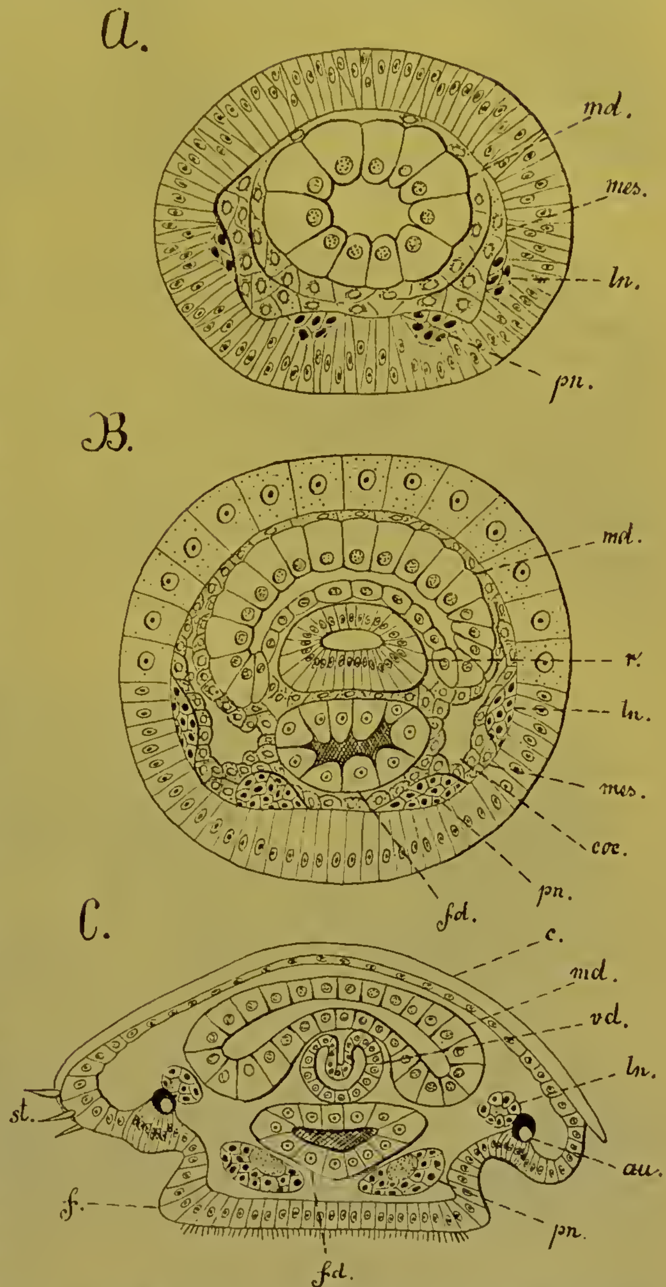


Fig. 544. *A—C* Querschnitte durch Embryonen, bezw. Larven *(C)* von Chiton polii (nach Kowalevsky).

A ist durch den hinteren Körpertheil eines jüngeren Embryos, *B* und *C* sind durch den vorderen Körpertheil älterer Stadien geführt.

au Auge, *c* cuticulare Ausscheidung am Rücken (Schale), *coe* Mesodermhöhle, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *ln* Lateralnervenstrang, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *pn* pedaler Nervenstrang, *r* Radulatasche, *st* Stacheln, *vd* Vorderdarm.

Das centrale Nervensystem, welches bei Chiton aus je zwei vom Schlundring abgehenden, starken Pedal- und Visceralländgsstämmen gebildet wird, entsteht durch Differenzierung zelliger Stränge am Ectoderm und durch Abspaltung derselben von dem letzteren. Einige Phasen dieses

Vorgangs sind an den, durch verschiedene Körpergegenden von Embryonen differenter Altersstadien geführten Querschnitten, Fig. 544 *A—C*, *pn* und *ln* zu erkennen. Auf ganz ähnliche Weise, nämlich in Form zweier neben einander liegender Verdickungen des Ectoderms am Vorderkörper kommt der als Cerebralganglion zu deutende, vordere Abschnitt des Nervensystems zu Stande. Nach Kowalevsky's Darstellung erscheint dieses Gebilde als rundliche, am Scheitelpol, unterhalb des Wimperschopfes gelegene Zellenmasse (Fig. 545, *cg*).

Wir glaubten die Anlage des Cerebralganglions mit der Scheitelplatte der Trochophoralarven vergleichen zu dürfen (pag. 913). Die Verbindung derselben mit den Seitenstämmen des Nervensystems in der Larve dürfte noch nicht mit Sicherheit klar gestellt sein. Kowalevsky sprach von einer Discontinuität beider Organe. Von ähnlicher Bedeutung und Entstehung (bezüglich seiner Natur als Ganglion) ist die als viscerales Ganglion bezeichnete Zellenanhäufung am hinteren Körperende (Fig. 545, *hg*).

Eigentliche Ganglien kommen übrigens am Nervensystem von Chiton nicht zur Ausbildung, sondern dieses setzt sich aus Strängen zusammen, welche aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehen, immerhin scheint aus den ontogenetischen Befunden Kowalevsky's hervorzugehen, dass diese an der vorderen und hinteren Parthie eine stärkere Anschwellung erfahren. Die Bildung der Commissuren dürfte wohl in ähnlicher Weise erfolgen, wie diejenige der Längsstämme.

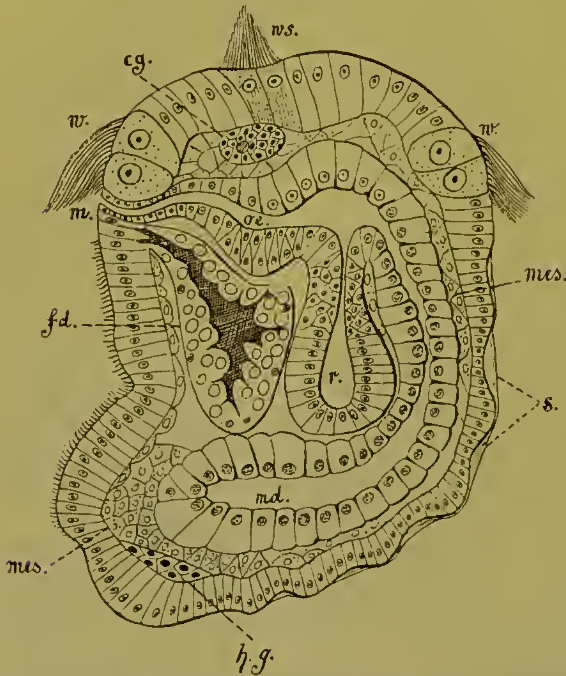


Fig. 545. Längsschnitt eines Chitonembryos (nach Kowalevsky).
cg Cerebralganglion, *fd* Fussdrüse, *hg* viscerales Ganglion, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oe* Vorderdarm, *r* Radulasack, *s* Schalenanlage, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf.

Ungefähr auf der geschilderten Organisationsstufe verlässt der Embryo von Chiton polii und olivaceus das Ei und wird zur freischwärmenden Larve. Diese zeigt sogar schon eine bisher noch nicht berührte weitere Differenzirung, indem an der Rückenfläche eine Art von Segmentirung aufgetreten ist. Es lassen sich sieben hinter einander liegende Abschnitte unterscheiden, welche durch flache Furchen von einander geschieden werden (Fig. 545 und 549). Durch diese Bildung wird bereits die Schale des Chiton angedeutet; allerdings setzt sich dieselbe aus acht Platten zusammen, doch wird die achte erst später angelegt.

Die Körperbedeckung der Chitonen ist von zweierlei Art; sie besteht aus den acht am Rücken hinter einander liegenden Kalkplatten und aus isolirten Stachel- oder Plattenbildungen, welche vor, hinter und seitlich von den Rückenplatten gefunden werden (Fig. 548, *st*). Diese Stachelbildungen sind von besonderem Interesse, weil sie nicht nur für die

Chitonen, sondern auch für die ganze Abtheilung der Amphineuren ein charakteristisches Merkmal bilden.

Nach KOWALEVSKY's Angabe sollen bei den Larven der Chitonen die Stacheln im Innern von Zellen ihren Ursprung nehmen. Danach sind die Zellen dort, wo die Stacheln später entstehen, vacuolenreich, und in diesen Zellen sollen die Spicula angelegt werden, um schliesslich nach aussen durchzubrechen. Diese von KOWALEVSKY an Larven bezw. Embryonen gewonnenen Ergebnisse lassen sich nicht recht mit den Beobachtungen über die Stachelbildung vereinigen, welche von anderen Forschern (so früher von REINCKE No. 14 und neuerdings besonders von BLUMRICH No. 1) an ausgebildeten Chitonen und anderen Amphineuren (z. B. an Proneomenia von THIELE No. 1) gemacht wurden. Danach entstehen die Stacheln als cuticulare Ausscheidungen in Einsenkungen des Mantelepithels. Dieses letztere ist von einer dicken Cuticula überlagert (Fig. 546 bis 548, *c*).

Am Mantelepithel sind papillenartige Wulstungen zu erkennen (Fig. 546 *A*), in denen später die Bildung der Stacheln vor sich geht. Wenn dann der Stachel auftritt, erscheint der ihn umschliessende Ectodermtheil als eine Einsenkung (*B*). Diese Papillen differenziren sich in der Weise,

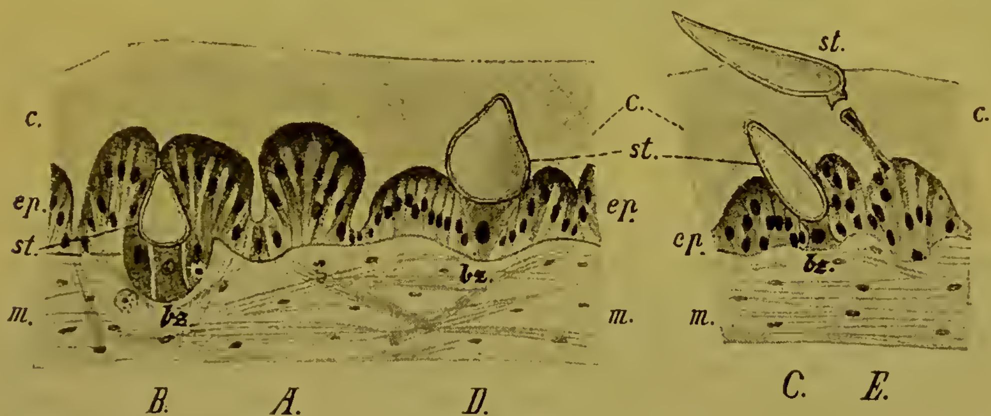


Fig. 546 und **547**. Zwei Schnitte durch die Körperbedeckung am Mantel von Chiton polii (nach BLUMRICH).

A Epithelpapille ohne Stachelbildung, *B*—*D* Papillen in verschiedenen Stadien der Stachelbildung, *E* späteres Stadium derselben.

bz Bildungszelle der Stacheln, *c* cuticulare Körperdecke, *ep* Mantelepithel, *m* Mantelgewebe, *st* Stacheln.

dass an ihrer Basis breitere Zellen auftreten, an welche sich nach den Seiten hin schwächere Zellen anschliessen (Fig. 546 *B*), wodurch das ganze Gebilde den Charakter einer Ectodermeinsenkung annimmt. Eine besondere basale Zelle (*bz*) soll vor allen Dingen als Bildungszelle des Stachels anzusehen sein. Dieser letztere ist zunächst als kleines rundliches Gebilde im Innern der Papille zu erkennen. Er nimmt sodann an Umfang zu (Fig. 546 *B*), drängt die Zellen der Papille auseinander und tritt aus denselben heraus (*C* und *D*). Indem die Epithelzellen in der Umgebung der Papille fortwährend cuticulare Substanz absondern, wird der Stachel in die Höhe gedrängt. Dabei zieht sich die basale (Bildungs-) Zelle, welcher er bisher auffsass, fadenförmig aus (Fig. 547 *E*). Der Stachel bleibt also lange Zeit mit ihr in Verbindung. Die Basis des Stachels, welche im Gegensatz zu dem kalkigen (den bei weitem grössten Theil des Stachels bildenden) Schaft aus

einer chitinartigen Substanz besteht und becherartig den Schaft umgiebt, wird zum Theil weit von den umgebenden Papillenzellen abgeschieden. Durch diese soll der Stachel übrigens auch die ihm eigene Zeichnung erhalten. Der Abschluss der Stachelbildung ist durch die Abscheidung eines zapfenförmigen Endkölbchens von Seiten der Bildungszelle erreicht. Dann löst sich dieselbe vom Stachel ab. Uebrigens können die benachbarten Zellen noch einen aus mehreren Stücken zusammengesetzten Chitinring um die Basis des eigentlichen Stachels abscheiden.

Bei dieser Bildungsweise der Stacheln ist auffällig, dass sie eine gewisse Aehnlichkeit mit der Entstehung der Borsten in Ectodermeinsenkungen bei den Anneliden zeigt, worauf schon früher verschiedentlich hingewiesen wurde (Reincke, Semper, v. Jhering) und worauf neuerdings Hatschek und Thiele wieder grosses Gewicht legen. Es soll von diesem Punkte noch weiter unten die Rede sein (Cap. XXX).

Während die Stacheln eine Bildung sui generis darstellen, lassen sich die Rückenplatten mit der Schalenbildung anderer Mollusken vergleichen. Die Lage am Rücken der Larve entspricht der Orientirung der Schalendrüse bei den Larven der Lamellibranchiaten und Gastropoden (vgl. Fig. 554, 555, pag. 929 und 933 und Fig. 596, 597, pag. 1015). Wie bei diesen Formen, tritt zunächst eine Cuticula über dem Epithel auf (Fig. 545, *s*) und unter ihr gelangt dann die Kalksubstanz zur Abscheidung (Fig. 549, *k*). Jede Platte wird für sich angelegt, und zwar findet die Kalkabsonderung zuerst an der vorderen Begrenzung des betreffenden Abschnittes statt (Fig. 543 *C*, *k*), um von da aus nach hinten fortzuschreiten.

Die Gliederung der Schale stellt eine Besonderheit der Chitonen dar und wird bei anderen Mollusken nicht gefunden. Sie bringt den Eindruck einer Segmentirung hervor (Fig. 543 *C*, 549), kann aber nicht als solche aufgefasst werden, da ihr keinerlei innere Gliederung des Körpers entspricht. Vielleicht lässt sich die Gestaltung der Schale eher auf die Art und Weise ihrer Entstehung zurückführen. Wir lernten bereits als cuticulare Bildungen die Stacheln kennen, die von besonderem Interesse sind, weil sie bei so ursprünglichen Mollusken wie den Solenogastren die einzigen Hartgebilde des Integumentes ausser der Cuticula darstellen. Es wurde bereits erwähnt, dass diese Stacheln Plattenform annehmen können, und wenn man die Ausbildung in's Auge fasst, welche diese Stacheln z. B. bei einer ganz jungen Dondersia erhalten können (vgl. Fig. 550 *C*, pag. 923), so liegt die Vermuthung immerhin nahe, dass sich die Rückenplatten der Chitonen aus solchen modificirten Stacheln herausgebildet haben könnten[1], sei es durch Verbreiterung einzelner Stacheln, sei es durch Verschmelzung mehrerer von ihnen zu einer einzigen Platte. Speciell jene Dondersia, welcher eigentliche Rückenplatten nicht zukommen, scheint in der Jugend durch die Anordnung der breiten blattförmigen Spicula am Rücken eine merkwürdige Aehnlichkeit mit dem Verhalten der Chitonen zu haben. Wir werden von der ersten Entstehung der Schale bei den Mollusken weiter unten noch zu sprechen haben (Cap. XXX).

---

[1]) Die Zurückführung der Rückenplatten der Chitonen auf deren Stacheln ist schon von Gegenbaur (in seinem Grundriss der vergl. Anatomie, 1878) vorgenommen worden, und ihm schliesst sich auch Blumrich neuerdings wieder an, während Thiele für die Rückenplatten und Stacheln eine verschiedenartige Entstehung annehmen und die ersteren zum Theil (das Articulamentum) für ein inneres Hautskelet erklären möchte.

Die Rückenplatten der Chitonen bestehen aus zwei Schichten, aus einer oberen, welche sich in die dicke Cuticula des Mantels fortsetzt, dem sog. Tegmentum und einer darunter liegenden verkalkten Schicht, dem Articulamentum, (Fig. 548, *t* und *a*). Bei einer Zurückführung der Schale auf die Stacheln müsste man das Articulamentum aus letzteren entstanden denken, und diese, wie ihre Entstehung es leicht erklärlich machte (Fig. 546 und 548), unterhalb der Cuticula liegen bleibend und hier ausgebreitet sein lassen. Die Cuticula wird über den so entstandenen Kalkplatten zum Tegmentum der Schale. Das Erhaltenbleiben einzelner modificirter Stacheln oder Stachelcomplexe, welches die Gliederung der Schale in einzelne Platten

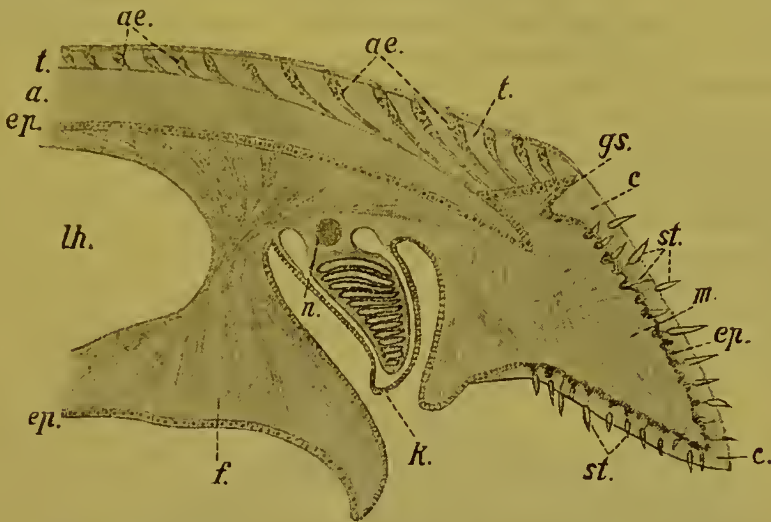


Fig. 548. Theil eines Querschnittes durch einen Chiton (in schematischer Darstellung, hauptsächlich nach Blumrich).

a Articulamentum, *ae* Aestheten (epitheliale Faserstränge), *c* Mantelcuticula, *ep* äusseres Körper- und Mantelepithel, in der Gegend des Mantels Papillen bildend, *f* Fuss, *gs* gesimsartiger Vorsprung des Mantels, *k* Kieme, daran links die Kiemenarterie, rechts die Kiemenvene durchschnitten; zwischen beiden der seitliche (Kiemen-Visceral-) Nervenstrang (*n*), *lh* Leibeshöhle, *m* Mantel, *n* seitlicher Nervenstrang, *st* Stacheln, *t* Tegmentum, darüber noch eine dünnere, besonders differenzirte Cuticularschicht.

bedingt, dürfte dann durch die Lebensweise der Thiere zu erklären sein, deren anfangs vielleicht noch langgestreckter Körper sich einzurollen vermochte.

Die Schale der Chitonen ist ausser durch die Gliederung noch durch das Vorhandensein zelliger Stränge in ihrem Innern ausgezeichnet. Es sind dies die aus einer grösseren oder geringeren Anzahl langgestreckter Zellen zusammengesetzten einfachen oder verzweigten sog. Aestheten (Fig. 548, *ae*). Dieselben kommen zumal dem Tegmentum zu und erstrecken sich von dessen Oberfläche, wo ihnen eine cuticulare Kappe aufsitzt, bis zu einer gesimsartigen Falte des Mantels am Seitenrande der Schale (Fig. 548 *gs*). Diese Zellenstränge sind aus Epithelzellen des Mantels hervorgegangen, welche während der Ausscheidung der Cuticula durch die umgebenden Zellen eine bedeutende Längsstreckung erlitten. Während der Theil des Mantels, welchem sie angehören und welchem die Abscheidung des Tegmentums obliegt, bei dem Wachsthum der Schale bedeutend nach den Seiten hin verlagert wird, bewahren sie infolge ihrer Längsstreckung die Verbindung mit der Schalenoberfläche und wurzeln in der seitlichen Erhebung des Mantels (Fig. 548).

Zum Theil allerdings wird diese schliesslich auch zur Abscheidung von Kalksubstanz verwendet; so gelangen die Aestheten auch in das Articulamentum, und dieses erscheint dann von ihnen durchbohrt. Man hat diese Gebilde für Sinnesorgane gehalten; Tastorgane sind sie wohl kaum, doch dienen sie vielleicht anderen, uns nicht recht verständlichen Sinneswahrnehmungen. Als weitere Modificationen der Aestheten sind gewiss die von Moseley (No. 11) entdeckten Augen auf den Schalen einiger exotischen Chitonen anzusehen.

Wie aus den Fig. 545—549 deutlich hervorgeht, erscheint die Schale der Chitonen ganz wie die anderer Mollusken als eine cuticulare Bildung. Während das Articulamentum infolge seiner directen Lagerung auf dem Epithel leichter ein Dickenwachsthum aufweisen kann, kommt dem Tegmentum hauptsächlich ein Flächenwachsthum zu.

Die besprochene Ausbildung der Schale erfolgt zum Theil noch während des Larvenlebens. Da einige Chitonen aber erst sehr spät die Eihülle verlassen, so währt für diese die Zeit des freien Umherschwärmens nur verhältnissmässig kurz. Ein Zeichen für die beginnende Metamorphose ist darin gegeben, dass die Zellen des Wimperkranzes, welche sich von Anfang an durch besondere Structur und Grösse vor den umgebenden Zellen auszeichneten (Fig. 545 und 549, *w*), zu degeneriren beginnen

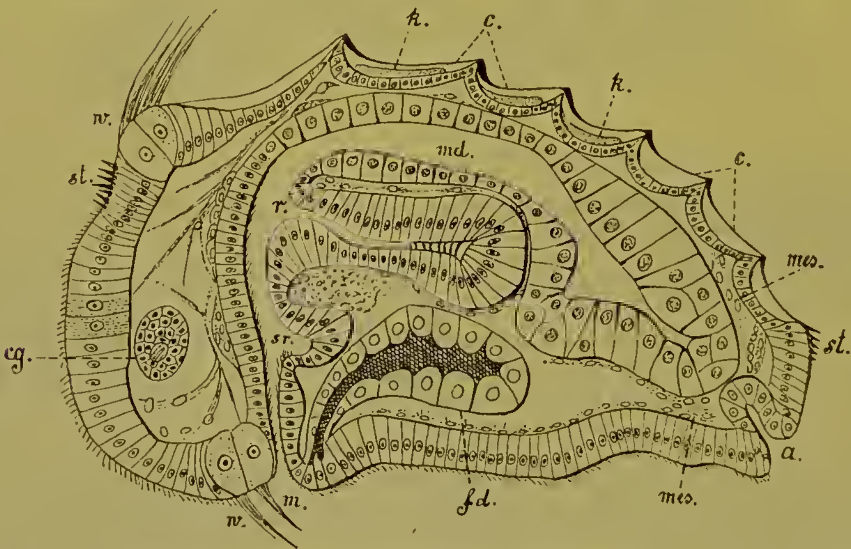


Fig. 549. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Chiton, welcher der Larve noch sehr nahe steht (nach Kowalevsky).

a After, *c* Cuticula der Schale, an welcher die dunkel gehaltenen Parthien nach Kowalevsky diejenigen Stellen bezeichnen, wo besonders die Weiterbildung der Schalenplatten vor sich geht, *cg* Cerebralganglion, *fd* Fussdrüse, *k* Kalkabscheidungen in der Schale, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *r* Radulatasche, *sr* Subradularorgan, *st* Stacheln, *w* Wimkerkranz.

und von den benachbarten Zellen verdrängt werden. Es muss hier noch erwähnt werden, dass bei der älteren Larve zwei Augen vorhanden sein sollen, welche auffallender Weise nicht am eigentlichen präoralen Abschnitt, d. h. vor dem Wimperkranz, sondern hinter denselben gelegen sind (Fig. 543, *C*). Die Augen finden sich auch noch bei dem jungen Chiton, während sie aber früher oberflächlich lagen, sind sie jetzt unter die Epidermis gelagert (Fig. 544, *C*) und sind infolgedessen dem lateralen Nervenstamm noch mehr genähert als vorher.

Die äussere Gestalt modificirt sich beim Uebergang der Larve zum ausgebildeten Thier insofern, als, abgesehen von der immer beträchtlicher werdenden Längsstreckung des hinteren Körpertheiles, die Scheitelfläche mehr nach unten, d. h. gegen die Ventralfläche des Kopfes hingedrängt wird. Eine Vergleichung der Figuren 545 und 549 lässt den Beginn dieses Processes ohne Weiteres erkennen.

Eine fernere Hinneigung zur Gestaltung des ausgebildeten Thieres wird dadurch bewirkt, dass sich die seitlichen Parthien des Körpers hervorbuchten, während sich gleichzeitig die gesammte Bauchfläche in Form einer söhligen Platte erhebt (Fig. 544 *C*). Dadurch wurde der Mantel und Fuss angelegt. Ueber die Bildung der Kiemen ist unseres Wissens nichts bekannt, doch ist es bei ihrer einfachen Form höchst wahrscheinlich, dass sie als papillenförmige Erhebungen der Körperoberfläche entstehen. Beim ausgebildeten Thier stellen sie jederseits eine Doppelreihe hinter einander liegender Blättchen dar.

Von inneren Veränderungen ist die Bildung des Enddarmes zu erwähnen, welche nach Kowalevsky in Form einer Ectodermeinstülpung erfolgt (Fig. 549 *a*). Am Vorderdarm hat sich die Radulatasche erheblich vergrössert; die Radula selbst kommt in ihr zur Ausbildung. Vor derselben ist noch eine ventrale Ausstülpung der Darmwand entstanden, welche sich später erweitert und am Grunde einen verdickten Zellenwulst erkennen lässt. Es scheint, dass man es in diesem Gebilde mit dem sogenannten Subradularorgan des ausgebildeten Thieres zu thun hat, welches Haller genau beschrieb (No. 2). Eine fernere Differenzirung des Darmes wird durch eine ventrale Ausstülpung des Mitteldarmes bedingt, welche vielleicht die erste Andeutung der Leber darstellt (Fig. 549).

Die weitere Ausbildung der Chitonlarven ist bisher nicht bekannt geworden, doch sieht man, dass sie in verschiedenen Punkten, abgesehen von der Unvollständigkeit der inneren Organisation, bereits der Gestaltung des ausgebildeten Thieres ähnlich sind.

II. Die Entwicklung von Dondersia.

Dondersia banyulensis, deren Entwicklung von Pruvot untersucht wurde, ist eine in die Nähe von Proneomenia (Fig. 687, Cap. XXX) zu stellende Form (Hubrecht, No. 5) und besitzt wie diese einen langgestreckten (40 mm langen und 1 mm breiten) wurmförmigen Körper, der sich spiralig aufzurollen pflegt. Die dorsalen und lateralen Parthien des Körpers weisen Spicula auf, welche am Rücken gegen einander geneigt sind und in der dorsalen Medianlinie eine vorragende Firste bilden, im übrigen (besonders an den Seiten) sich abplatten und dachziegelartig decken[1]). An der Bauchfläche findet sich, wie bei den übrigen Solenogastren, eine Rinne (Fig. 687 *B*, Cap. XXX).

Dondersia legt ihre Eier einzeln ab. Die opaken Eier sind von einer zarten Hülle umschlossen, welche dem im Pericardium befindlichen

[1]) Diese für die Orientirung über die Gestalt des Thieres nöthigen Angaben sind einer kurzen Mittheilung von Pruvot (No. 12) über einige Solenogastren des Mittelmeeres entnommen. Eine ausführlichere Arbeit über Bau und Entwicklung dieser Formen wird von dem genannten Forscher in Aussicht gestellt. Ueber die Organisation einer anderen Art von Dondersia (D. festiva) liegt eine Abhandlung Hubrecht's vor (No. 5).

Ei noch fehlt und erst beim Verweilen derselben in den ausleitenden Nephridien entsteht. Nach Pruvot soll sie von den letzteren gebildet werden, welche nicht mehr die Function von Excretionsorganen besässen.

Die Furchung ist von Anfang an inäqual, und zwar zerfällt das Ei in zwei ungleiche Blastomeren, durch deren Theilung sodann drei kleine und eine grosse Furchungskugel resultiren. Sodann entstehen durch weitere Theilung der ersteren und durch Abschnürung von der letzteren 7 Mikromeren, welche sich dann auf 14 und 28 vermehren, während nun auch die grosse Kugel in 2 und sodann 4 Makromeren zerfällt. In diesem Stadium beginnt bereits die Invagination, und man sieht gleichzeitig mit einer weiteren Theilung die grossen (Entoderm-) Zellen im Innern der von den Ectodermzellen gebildeten Calotte verschwinden. Der Embryo zeigt jetzt eine konisch mützenförmige Gestalt mit einer, die ganze Unterseite einnehmenden Einstülpungsöffnung. Zu dieser Zeit erscheinen Wimpern am Embryo, und zwar ein Wimperfeld am Scheitelpol, das heisst entgegengesetzt von der Einstülpungsöffnung, sowie auch in deren Umgebung, und ein Wimperkranz, welcher den ganzen Körper in mittlerer Höhe umzieht und aus stärkeren Cilien besteht. Wir können dieses Stadium dem von Chiton beschriebenen vergleichen, auf welchem dort an dem Gastrulastadium der Wimperkranz zur Anlage kommt.

Der Embryo von Dondersia macht schon bald eine Aenderung seiner äusseren Gestalt durch, indem er durch Ringfurchen in drei Abschnitte geschieden wird: 1) einen vorderen Abschnitt, welcher aus zwei bewimperten Zellreihen besteht, und einige besonders starke und lange Cilien erhält, 2) einen mittleren Abschnitt, welcher den Wimperkranz trägt, und endlich 3) einen hinteren, wieder aus zwei Zellenreihen gebildeten und besonders umfangreichen Abschnitt, an dessen Ende die Einstülpungsöffnung liegt. Pruvot bezeichnet die letztere als Blastoporus und hebt hervor, dass sie anfangs etwas langgezogen erscheint und (an der Dorsalseite?) beinahe bis zum Wimperkranz hinreicht, während sie später kreisrund ist (Fig. 550 *A*). Die spätere Ausbildung der Larve, wie sie von Pruvot geschildert wird (*A* und *B*), lässt die Deutung dieser Vertiefung (wenigstens in späteren Stadien) einigermassen zweifelhaft erscheinen.

Ungefähr in dem geschilderten Entwicklungszustand scheint der Embryo frei zu werden, denn das in Fig. 550 *A* abgebildete Stadium wird von Pruvot als Larve bezeichnet. Die Einstülpungsöffnung hat sich hier bereits verengert und liegt terminal.

Die weitere Umbildung der Larve soll in der Weise erfolgen, dass sich aus dem Innern der Einstülpung ein knopfförmiges Gebilde erhebt, welches dem ähnlich gebildeten Hinterende des Thieres entspricht (Fig. 550, *B* und *C*), und am Ende den Rest des Blastoporus trägt. Diesen letzteren müsste man sich also vorher nach innen verlegt denken. Mit jenem knopfförmigen Gebilde wird allmählich eine conische Parthie nach aussen vorgeschoben (*B*), welche dazu bestimmt ist, den grössten Theil des Körpers zu liefern. An ihr treten bereits die blattförmig gestalteten Spicula auf (*B*, *sp*). Diese Spicula sollen, wie dies auch von denen des Chiton angegeben worden ist (vgl. pag. 917), im Innern von Zellen entstehen und erst bei ihrem Grösserwerden nach aussen durchbrechen. Während neue Spicula gebildet werden, wächst die conische Parthie bedeutend; die vordere Parthie der Larve tritt dagegen mehr und mehr zurück und erscheint schliesslich nur noch wie ein kleiner Kragen am Vordertheil der Larve. Diese ist am Ende

nicht mehr fähig, sich schwimmend im Wasser zu erhalten, denn die Wimpern gelangen mitsammt den sie tragenden Zellen zur Rückbildung. Auch die dahinter gelegenen beiden Zellenreihen (des dritten Abschnittes, Fig. 550, *A* und *B*) gehen verloren. Als Mantelabschnitt bezeichnet Pruvot diesen Körpertheil bei der älteren Larve (*B*), und diese Bezeichnung scheint bei der Beziehung desselben zum werdenden Körper des ausgebildeten Thieres eher berechtigt. Zwischen dem oben geschilderten Vorgang der Invagination und der Bildung des definitiven Körpers müssen noch verschiedene Bildungsprozesse sich abspielen, die allem Anschein nach in's Innere des Larvenkörpers verlegt und deshalb bisher nicht bekannt geworden sind. Im Vergleich mit der Entwicklung von Chiton scheinen hier wesentliche Differenzen zu bestehen, obwohl es auch dort hauptsächlich der hinter dem Wimperkranz gelegene Theil des Larvenkörpers ist, welcher sich durch Auswachsen zum Körper des ausgebildeten Thieres umwandelt. Der präorale (d. h. der vor dem Wimperkranz gelegene) Theil der Larve bleibt wohl

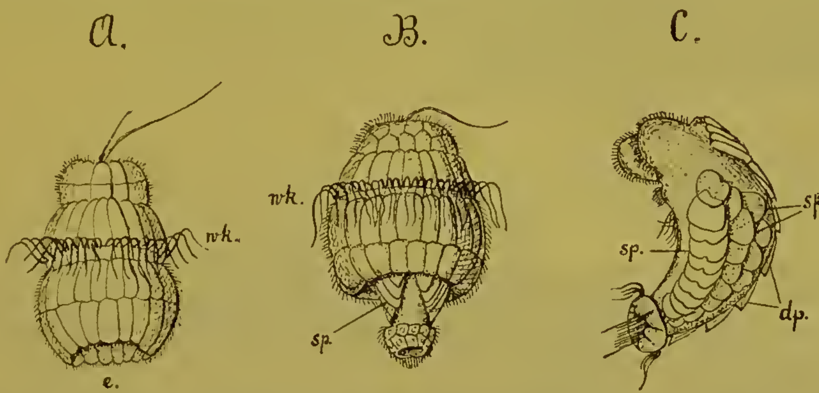


Fig. 550. *A—C* Stadien der Metamorphose von Dondersia banyulensis *A* und *B* Larven von 36 und 100 Stunden, *C* junges Thier vom 7. Tage, unmittelbar nach der Metamorphose (nach Pruvot).
e Einstülpungsöffnung, *wk* Wimperkranz, *sp* Kalkspicula, *dp* dorsale Kalkplatten (dorsale Spicula).

auch hier erhalten wie bei Chiton und liefert die entsprechenden Parthien des ausgebildeten Thieres. Es scheint, dass Dondersia banyulensis zwei wulstige Vorragungen am vorderen Körperende besitzt und dass diese beim jungen Thier (Fig. 550, *C*) schon deutlich hervortreten. Der Mund soll der Larve bis zur Metamorphose fehlen; das Entoderm ist in Form einer soliden Masse vorhanden, zu deren Seiten zwei Mesodermstreifen liegen. Das letztere Verhalten würde mit dem von Chiton (pag. 914) geschilderten übereinstimmen und ist von Interesse, da die Mesodermstreifen bei anderen Mollusken zumeist nicht so distinct auftreten. Bezüglich der weiteren inneren und äusseren Ausbildung ist leider genaueres nicht bekannt. Erwähnt muss nur noch werden, dass sich am Rücken des erst kürzlich metamorphosirten jungen Thieres 7 Kalkplatten finden (Fig. 550 *C*), welche von rechteckigen, hinter einander angeordneten Spicula gebildet werden. Die Uebereinstimmung dieses Stadiums mit einem jungen, ebenfalls erst kürzlich metamorphosirten Chiton ist eine auffallende, denn auch dieser besitzt sieben solcher Platten. Wie dieses Verhalten mit demjenigen der ausgebildeten Dondersia vereinigt werden kann, ist uns nicht bekannt und muss wohl erst durch die Untersuchung der Zwischenstadien klar gestellt werden. An den Seiten zeigt das junge Thier Spicula von plattenförmiger Gestalt, welche sich dachziegelartig decken und beim ausgebildeten Thier wohl auch nicht in so massiger Ent-

wicklung vorhanden sind, soweit dies wenigstens aus den bisher vorliegenden Mittheilungen über die Organisation desselben hervorzugehen scheint.

Die Form der Dondersialarve wird sich mit demselben Recht wie diejenige der Chitonlarve auf die Trochophoraform zurückführen lassen. Auf verschiedene, besonders auffallende Uebereinstimmung mit der Entwicklung von Chiton wurde bereits mehrfach hingewiesen. Das Auswachsen des hinteren Körpertheils erinnert hier fast noch mehr als bei Chiton an das Auswachsen des postoralen Körperabschnittes der Anneliden trochophora in den Rumpf des Wurmes (Fig. 120, pag. 177). Besonders fällt dies auf bei einem Vergleich mit der Mitrarialarve (Fig. 124, pag. 182), bei welcher das Hinterende zuerst ebenfalls von der mützenförmig gestalteten vorderen Parthie der Larve umgeben und in dieser verborgen ist. Da man es in den Amphineuren mit sehr ursprünglichen Vertretern des Molluskentypus zu thun hat, dürften solche Vergleiche nicht ganz ohne Berechtigung sein, obwohl der aussergewöhnlich lang gestreckte Körper dieser Formen eben auch von selbst ein stärkeres Auswachsen der mehr gedrungenen Larven bedingt. Es wird hierauf noch bei Besprechung der Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken zurückzukommen sein (Cap. XXX).

Litteratur.

1. **Blumrich, J.** *Das Integument der Chitonen. Mit einer Vorrede von B. Hatschek, betreffend die Stellung der Chitonen, bezw. Amphineuren. Zeitschr. wiss. Zool. 52. Bd. 1891. Kritische Besprechung dieser Abhandlung mit Bemerkungen über das Integument, sowie die systematische Stellung der Chitonen von J. Thiele. Biolog. Centr.-Blatt. 11. Bd. 1891.*
2. **Haller, Bèla.** *Die Organisation der Chitonen der Adria. I. und II. Theil. Arbeiten Zool. Inst. Univ. Wien. 4. und 5. Bd., 1882 und 1884.*
3. **Hansen, G. A.** *Neomenia, Proneomenia und Chätoderma. Bergens Museums Aars beretning for 1888. Bergen 1889.*
4. **Hubrecht, A. A. W.** *1) Proneomenia Sluiteri. Nederländ. Arch. Zool. Suppl. I, 1881. 2) A contribution to the morphology of Amphineura. Quart.Journ. Micr. Sc. vol. 22. 1882.*
5. **Hubrecht, A. A. W.** *Dondersia festiva. Donders-Feestbundel Nederl. Tijdschr. 1888.*
6. **Kowalevsky, Alex.** *Ueber die Entwicklung der Chitonen. Zoolog. Anzeiger. 2. Jahrg. 1879.*
7. **Kowalevsky, Alex.** *Weitere Studien über die Entwicklung der Chitonen. Zool. Anzeiger 5. Jahrg. 1882.*
8. **Kowalevsky, Alex.** *Embryogénie du Chiton polii avec quelques remarques sur le développement des autres Chitons. Ann. Musée d'Historie nat. Marseille Zool. T. I, Mém. No. 5. 1883.*
9. **Kowalevsky, A. et Marion, A. F.** *Contributions à l'histoire des Solénogastres. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Zool. T. III. 1887.*
10. **Lovén, S.** *Ueber die Entwicklung von Chiton. Arch. f. Naturgeschichte. 22. Jahrg. 1856. Uebersetzt aus: Oefversigt af kongl. vetenskaps. — Academiens Förhandlingar 1855 — auch in Annal. Mag. Nat. Hist. Vol. XVII. 1856.*
11. **Moseley, H. N.** *On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae and of the structure of these organs. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 25. 1885.*
12. **Pruvot, G.** *Sur quelques Néoméniées nouvelles de la Méditerranée. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. VIII, pag. XXI (Notes et revue). 1890.*
13. **Pruvot, G.** *Sur le développement d'un Solénogastre. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. 111, pag. 689. 1890.*
14. **Reincke, J.** *Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. Bd. 1868.*

XXVI. Capitel.

LAMELLIBRANCHIATEN.[1])

Systematik: I. Protobranchier, Kiemen zweireihig gefiedert, den primitiven Ktenidien ähnlich, Fuss mit Kriechsohle.

Nucula, Yoldia, Solenomyia.

II. Filibranchier, Kiemen mit Fäden.

Arca, Mytilus, Modiolaria u. a.

III. Pseudolamellibranchier, die Kiemenfäden in Form eines Blattes lose vereinigt.

Pecten, Ostrea u. a.

IV. Eulamellibranchier, Kiemen blattförmig. Hierher gehört die bei Weitem grösste Zahl aller übrigen Muscheln.

Cardium, Teredo, Cyclas, Unio, Anodonta u. viele andere.

---

1. Eiablage und Brutpflege.

Die Eier werden entweder frei in's Wasser abgelegt und erst hier befruchtet, so bei Modiolaria und Mytilus edulis (Lovén, Barrois, Wilson), bei der amerikanischen Auster (Ostrea virginiana nach Brooks No. 6) und wahrscheinlicher Weise auch bei Pecten (nach (Fullarton No. 14). Dieses Verhalten dürfte jedenfalls vielen marinen Muscheln zukommen, während bei den Süsswasserformen eine Brutpflege zur Ausbildung gelangt ist. Bei den Muscheln, welche eine längere oder kürzere Zeit andauernde Brutpflege ausüben, erfolgt die Befruchtung bereits in den Geschlechtsausführungsgängen oder in den Kiemengängen, wohin die Spermatozoen von aussen her gelangt sind. Bei Unio und Anodonta z. B. werden die in den inneren Kiemengang entleerten Eier durch den Strom des mit Sperma erfüllten Athmungswassers in die Cloake und von hier in die äussere Kieme geführt, wo sie ihre Embryonalentwicklung durchmachen. Bei Pisidium liegen die Eier in besonderen Bruttaschen am Grunde der Kiemen, und auch bei Cyclas

---

[1]) Wir behandeln die Lamellibranchiaten hauptsächlich aus praktischen Gründen vor den Gastropoden, weil die Larvenform ursprünglicher erscheint und die Weiterentwicklung sich zumeist einfacher gestaltet. Ueber die Beziehung der Lamellibranchier zu den übrigen Abtheilungen der Mollusken wird weiter unten (Cap. XXX) gesprochen werden. In der systematischen Uebersicht der Lamellibranchier richteten wir uns nach Pelseneer's neueren Arbeiten über diese Gruppe, doch ist zu erwähnen, dass Grobben ganz neuerdings bezüglich der Systematik der Lamellibranchier einen anderen Standpunkt vertritt und sich gegen Verwendung der Kiemen als bestimmendes Merkmal der Eintheilung ausspricht (Beiträge zur Kenntniss des Baues von Cuspidaria (Neaera) cuspidata etc. Arb. Zool. Inst. Wien 10. Bd. 1892).

werden in den Kiemen durch Wucherungen des Epithels zwischen den Septen Brutkapseln gebildet, in denen je ein Ei bezw. Embryo liegt. Es wurde beobachtet, dass sich hier die Embryonen sogar durch Verschlucken der Kiemenepithelzellen ernähren (STEPANOFF No. 54, ZIEGLER No. 60). Von den übrigen Süsswassermuscheln unterscheidet sich in dieser Beziehung Dreissena, indem sie wie die oben genannten marinen Muscheln ihre Eier direct in's Wasser entlässt (KORSCHELT No. 27). Uebrigens findet auch bei verschiedenen marinen Muscheln eine Brutpflege statt. So werden die Eier von Teredo in den Kiemen aufbewahrt (HATSCHEK), und bei Ostrea edulis finden sich dieselben ebenfalls bis zur Entwicklung der frei schwärmenden Larve im Innern der Muschel zwischen Mantel und Kiemen (MÖBIUS No. 37, HORST No. 19). Entovalva mirabilis bildet durch Verwachsen beider Mantelhälften am hinteren Ende des Körpers einen glockenförmigen Brutraum, in welchem die Embryonen ebenfalls bis zur Ausbildung der Trochophoraform verbleiben (VOELTZKOW No. 57).

Die kugelförmigen Eier sind von einer dünnen structurlosen Membran (Dotterhaut) umgeben, welche mehr oder weniger weit vom Eikörper absteht und schon während der Embryonalentwicklung verloren gehen kann, so z. B. bei Teredo. Zuweilen ist die Eihaut äusserst zart oder verschwindet bereits während der ersten Entwicklungsstadien, wenn die Eier direct in's Wasser ausgestossen werden (Dreissena, Mytilus, Ostrea). Uebrigens kann die Hülle auch dicker und mehrschichtig werden, wie es bei Cardium exiguum der Fall ist, dessen Eier in Form uhrglasförmiger Kapseln vom Mutterthier an feste Gegenstände angeheftet werden (LOVÉN No. 33). Bei manchen Formen (Anodonta, Unio, Cyclas) ist an der Eihaut ein schornsteinartiger Aufsatz, die Mikropyle, vorhanden (Fig. 562 *m*, pag. 947).

2. Die Furchung und Keimblätterbildung.

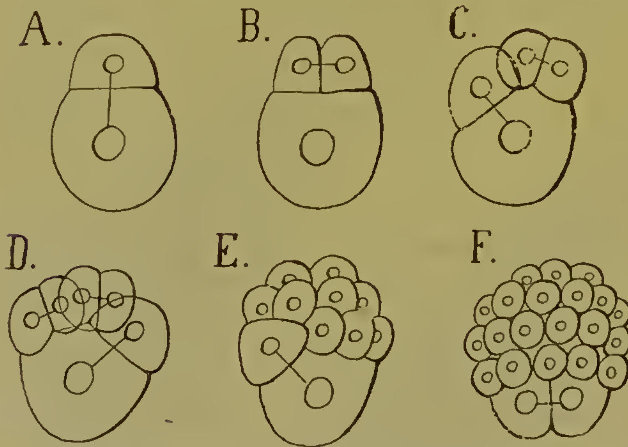


Fig. 551. *A—F* Schema der Eifurchung bei den Lamellibranchiaten. Die geraden Linien, welche die Kerne je zweier Zellen verbinden, sollen andeuten, dass diese durch Theilung einer Zelle entstanden sind.

Die Furchung stimmt bei denjenigen Formen, bei welchen sie genau untersucht wurde (Unio, Anodonta, Cardium, Cyclas, Teredo), in so auffallender Weise überein, dass man auf einen ähnlichen Verlauf derselben auch bei den Formen schliessen darf, von denen einzelne ähnliche Stadien bekannt geworden sind (Ostrea edulis, Pecten, Mytilus edulis nach MÖBIUS, HORST, FULLARTON, BARROIS und WILSON). Die Furchung ist stets inäqual; ihr erstes Stadium besteht aus einer sehr umfangreichen und einer weit kleineren Furchungskugel (Fig. 551 *A*). Bei Teredo ist die entsprechende polare Differenzirung schon am Ei

durch die verschiedene Beschaffenheit des Plasmas am vegetativen und animalen Pol angedeutet. Die Ebene, welche beide Blastomeren trennt, trifft den Punkt, wo die Richtungskörper liegen. Die kleine Furchungskugel theilt sich in zwei (Fig. 551 *B*), und ungefähr gleichzeitig oder wenig später schnürt sich von der grossen eine neue Furchungskugel ab (*C*). Auch diese theilt sich und sodann wiederholt sich derselbe Vorgang der Abschnürung eines Mikromers von der grossen Furchungskugel (*D*). Ganz der gleiche Process findet nochmals statt, indem von der grossen Zelle kleinere geliefert werden, welche sich sodann theilen (*E*). Die Mikromeren sitzen schliesslich, von der Oberfläche gesehen, wie eine Kappe auf der grossen Furchungskugel, welche letztere erst später sich in zwei Zellen theilt (Fig. 551 *F*).

Die Theilungen der Zellen brauchen nicht gerade den Gang einzuhalten, wie er vorstehend geschildert wurde. So kann die Abschnürung eines neuen Mikromers von der grossen Furchungskugel bereits erfolgen, wenn sich das vorher losgelöste Mikromer noch nicht getheilt hat; aber dadurch ist keine principielle Abweichung von dem oben dargestellten Schema gegeben. Dies ist auch bei den scheinbar äusserlich abweichenden Furchungsarten von Modiolaria- und Ostrea virginiana nicht der Fall, wie schon von Lovén bei seinen für damalige Zeit musterhaften Beobachtungen erkannt und später von Ziegler wieder hervorgehoben wurde. Bei den genannten beiden Muscheln tritt während der ersten Furchungsstadien ein höchst bemerkenswerther Vorgang auf, insofern sich ein Theil der grossen Furchungskugel ähnlich einem gesonderten Blastomer von ihr abhebt, aber sich nicht wie die echten Blastomeren völlig von ihr trennt, sondern vielmehr später wieder mit ihr verschmilzt. Durch diesen Vorgang, welcher wahrscheinlich durch die Vertheilung von Protoplasma und Dottersubstanz im Ei bedingt ist, erhalten die ersten Furchungsstadien der Modiolaria und Ostrea virginiana ein von dem oben aufgestellten Schema abweichendes Aussehen, sind aber trotzdem auf dieses zu beziehen, wie sich nach dem Zurücktreten des scheinbaren Blastomers ergibt.

Von Pisidium pusillum, einer der Cyclas sehr nahe stehenden Form, wurde durch Ray Lankester vor längerer Zeit eine Zertheilung des Eies in vier gleich grosse Furchungskugeln beschrieben, von deren jeder eine kleine Zelle sich abschnürt (No. 29). Wenn sich dies wirklich so verhält, so würde dieser Furchungsmodus nicht dem von anderen Muscheln bekannten entsprechen, sondern vielmehr grosse Uebereinstimmung mit der Furchung der Gastropoden zeigen (vgl. pag. 994). Jedenfalls aber verlangt dieses im Vergleich mit anderen Lamellibranchiern nicht sehr wahrscheinliche Verhalten von Pisidium eine Klarstellung.

Bei der Schilderung der Furchungsstadien zogen wir bisher nur die äussere Gestaltung derselben in Betracht. Während diese in Bezug auf ihr Zustandekommen bei den verschiedenen Formen grosse Uebereinstimmung zeigt, machen sich dagegen bezüglich der inneren Beschaffenheit bald gewisse Differenzen bemerkbar. In einem Falle tritt schon bald zwischen Mikro- und Makromeren ein Hohlraum auf, die Furchungshöhle. Diese erweitert sich bedeutend, wenn die Theilung der Zellen fortschreitet, und dies führt zur Bildung einer Blastula mit ungleich starker Wandung, wie sie bei Cyclas, Pisidium und den Unioniden gefunden wird. In anderen Fällen ist die Furchungshöhle,

zumal anfangs, nicht so umfangreich (Mytilus)[1]) und bei Teredo, sowie bei der amerikanischen Auster fehlt sie zunächst ganz (Fig. 552 und 554 *A*). Dann liegen die Mikromeren dicht auf den Makromeren, und die Folge davon ist, dass sie bei ihrer Vermehrung die letzteren umwachsen. Es kommt also hier eine epibolische Gastrula zu Stande (Fig. 552 und 554 A), ebenso wie bei Modiolaria und Cardium nach Lovén. In den letzten Stadien der Furchung sind die beiden primären Keimblätter bereits differenzirt, indem die Mikromeren dem Ectoderm, die Makromeren dem Entoderm entsprechen. Dies gilt

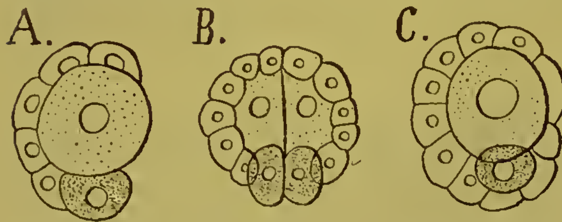


Fig. 552. *A—C* Embryonen von Teredo während der Bildung der Keimblätter (nach Hatschek).

Die Entodermzellen sind schwach, die Mesodermzellen dicht punktirt; das übrige ist Ectoderm.

auch für die Fälle, in denen eine Furchungshöhle auftritt und die Gastrula durch Invagination gebildet wird. Letzteres ist bei den Süsswassermuscheln der Fall (Ray Lankester, Ziegler). Bei Cyclas z. B. bildet sich an der Blastula, deren vegetativer Pol sich hier gar nicht durch besondere Dicke der Wandung auszeichnen soll, eine leichte Einsenkung (Fig. 553 *A*), und an dieser Stelle kommt dann durch weitere Vertiefung der nicht sehr umfangreiche Urdarm zu Stande (Fig. 553 *B*). Ebenso verhält sich Pisidium. Der Blastoporus erscheint als Spalt, welcher in der Medianlinie gelegen ist, so dass hierdurch bereits früh eine bilaterale Gestaltung des Embryos zum Ausdruck kommt. Uebrigens gelangt der Blastoporus hier schon bald zum Schluss, so dass der Urdarm dadurch seine Communication mit der Aussenwelt verliert und als geschlossener Sack dem Ectoderm anliegt (Fig. 553 *C*). Ob der Schluss des Blastoporus von hinten nach vorn erfolgt, ist nicht festgestellt, so dass seine Beziehung zu Mund und After dunkel bleibt.

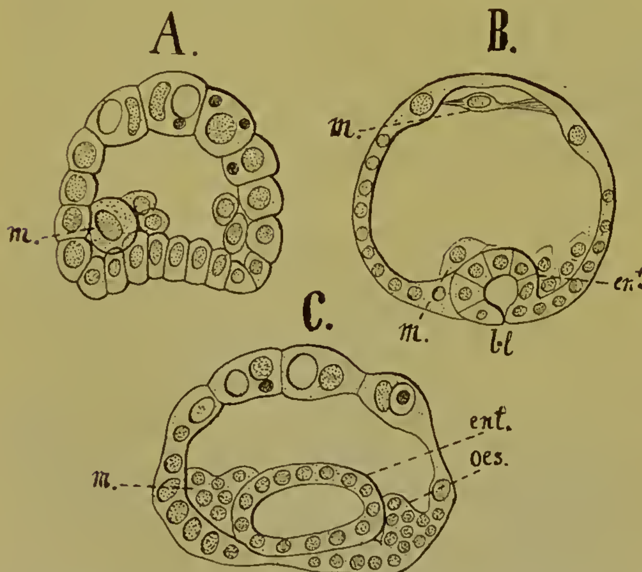


Fig. 553. *A—C* Schnitte durch Embryonen von Cyclas cornea, auf dem Stadium der Blastula, Gastrula und der Lostrennung des Entoderms (nach E. Ziegler).
bl Blastoporus, *ent* Entoderm, *m* Mesoderm, *oes* Anlage des Vorderdarms.

---

[1]) Die Beobachtungen von Barrois über Mytilus (No. 1) sind uns nur aus den Jahresberichten bekannt, doch dürften sie zusammengehalten mit den Angaben von Wilson (No. 59) in der geschilderten Weise zu deuten sein.

Auch bei den Unioniden ist eine Invaginationsgastrula vorhanden, aber der Urdarm hat dort einen noch geringeren Umfang als bei Cyclas (Goette, Fig. 563 *A*—*C*, *e* pag. 948).

Schon früher war das Vorhandensein einer Invaginationsgastrula für die Unioniden angegeben worden (Rabl No. 43, Schierholz No. 47—49) und zwar einer Gastrula mit besonders umfangreichem Urdarm (Fig. 562, pag. 947), aber weder die Lage noch der mächtige Umfang dieser Urdarmeinstülpung wollte sich recht mit den späteren Gestaltungsverhältnissen der Embryonen vereinigen lassen, zumal der Darm bei den letzteren anfangs sehr unansehnlich ist. Daher bringt die neuerdings von Goette (No. 15) gegebene Darstellung, wonach jene tiefe Einsenkung die hier besonders stark entwickelte Schalendrüse darstellt, der Urdarm dagegen sehr zurücktritt (Fig. 563 *A* bis *C*, *sd* und *e*), eine erfreuliche Klärung dieser bisher ziemlich verwickelten Bildungsverhältnisse. Auf dieselben kann erst im Zusammenhang mit dem weiteren Entwicklungsgang der Unioniden näher eingegangen werden (pag. 947).

Zwischen den extremen Fällen der Gastrulation durch Epibolie und Invagination, wie sie Teredo auf der einen, und Cyclas auf der andern Seite bietet, bildet Ostrea gewissermassen einen Uebergang. Bei der europäischen, wie bei der amerikanischen Auster wurde eine Umwachsung der einen bezw. zwei Makromeren durch die Mikromeren beobachtet (Fig. 554 *A*). Eine Furchungshöhle soll nach den übereinstimmenden Angaben der Beobachter (Horst und Brooks) bis dahin nicht vorhanden sein, doch entsteht eine solche, sobald die Makromeren sich auf eine grössere Anzahl von Zellen vermehren.

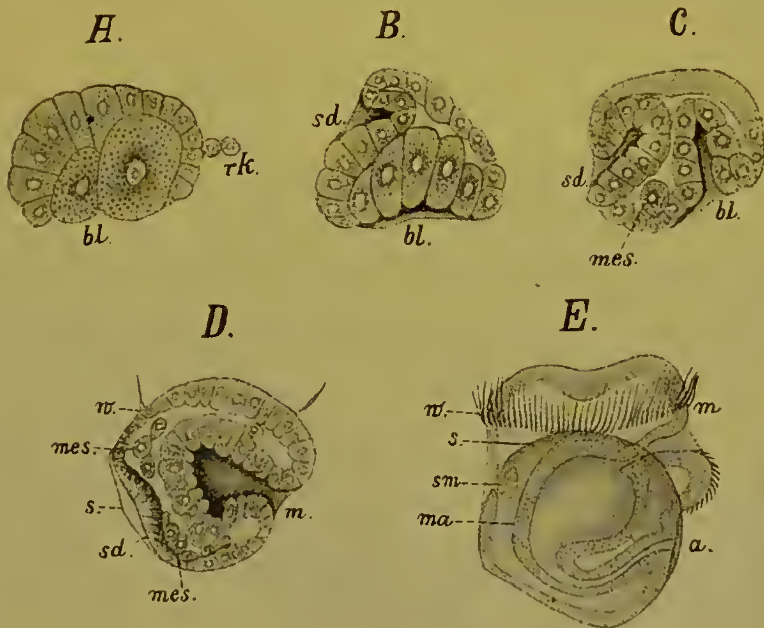


Fig. 554. *A*—*E* Verschiedene Entwicklungsstadien der Auster (*A* von Ostrea virginiana nach Brooks, *B*—*E* von Ostrea edulis nach Horst).
a After, *bl* Blastoporus, *m* Mund, *ma* Magen, *mes* Mesodermzellen, *rk* Richtungskörper, *s* Schale (in *D* als erste Anlage, unpaares Schalenhäutchen), *sd* Schalendrüse, *sm* der vordere Schliessmuskel, *w* präoraler Wimperkranz.

Indem die Mikromeren schon während der Epibolie am vegetativen Pol ein wenig über die Makromeren hervorragten, entstand hier eine Einsenkung. Wenn sich nunmehr die beiden Makromeren theilen, kommt ein Stadium zu Stande, welches von einer Invaginationsgastrula nicht zu unterscheiden ist (Fig. 554 *B*). Der Blastoporus zeigt eine ungefähr

dreieckige Gestalt. Uebrigens haben sich während des geschilderten Vorganges bereits wichtige Veränderungen in der Gestaltung des Embryos vollzogen, besonders ist eine, mit dem Urdarm sehr ähnlich gestaltete Einstülpung, die sog. Schalendrüse, an ihm aufgetreten (Fig. 554, *B* u. *C*, *sd*). Davon und von der weiteren Umgestaltung des Embryos (*C*—*E*) soll erst weiter unten gesprochen werden.

Aehnliche Verhältnisse wie die Auster dürften auch die von Lovén beobachteten Muscheln (Modiolaria und Cardium) aufweisen, bei denen der Dotterreichthum des Eies die frühzeitige Umwachsung der Entodermelemente bedingt und diese letzteren sodann erst zur Vermehrung schreiten. Zwischen Ectoderm und Entoderm scheint dann ein Hohlraum aufzutreten, und es ergeben sich nunmehr ganz ähnliche Stadien wie das der Fig. 554 *B*. — Bei Teredo ist dieser Vorgang des Auseinanderweichens der beiden primären Keimblätter und zumal der Vermehrung des Entoderms auf spätere Stadien verlegt (Fig. 552 und Fig. 555, pag. 933.)

Bereits während des Gastrulationsactes (Teredo, Unioniden) oder noch vor Beginn desselben (Cyclas) tritt die Anlage des mittleren Keimblattes am Embryo auf. An der epibolischen Gastrula von Teredo liegen zwei grössere Zellen, deren Ursprung nach Hatschek auf die Makromeren zurückzuführen ist, symmetrisch zur Medianebene am hinteren Rande des Blastoporus (Fig. 552 *A* und *B*). Sie werden bald vom Ectoderm umwachsen und dadurch in's Innere einbezogen (Fig. 552 *C*). Bei Ostrea edulis werden entsprechende Zellen in ähnlicher Lage gefunden (Fig. 554 *C*) und auch Cyclas zeigt im Ganzen übereinstimmende Verhältnisse (Fig. 553 *A*). Man hat jene beiden Zellen als die Urmesodermzellen in Anspruch genommen, welche denjenigen der Anneliden homolog wären und von denen aus, wie dort, durch stetige Vermehrung die Mesodermstreifen gebildet würden. Auch in der Anlage des Mesoderms würde somit schon früh die bilaterale Gestaltung des Körpers zum Ausdruck kommen.

Zwei Mesodermstreifen, die aber bei weitem nicht eine so regelmässige Anordnung wie bei den Anneliden erkennen lassen, sind denn auch von Rabl und Hatschek aufgefunden worden. Aehnlich stellt Horst die Verhältnisse für Ostrea dar, und auch Ziegler schliesst sich im Ganzen dieser Darstellung für Cyclas an. Doch ist nach Ziegler's Auffassung weiterhin eine Theilnahme des Ectodermes an der Lieferung der Mesodermelemente nicht ausgeschlossen, und auch Ray Lankester war schon früher für eine theilweise Abstammung des Mesoderms vom Ectoderm eingetreten (Pisidium). Auf verschiedenen Seiten war man also geneigt, nicht das gesammte Mesoderm der Lamellibranchiaten auf die Urmesodermzellen zurückzuführen.

Das Verhalten von Unio, bei welcher Form von Rabl das Mesoderm, wie die Keimblätter der Lamellibranchier überhaupt, freilich ohne dass dieser Nachweis den thatsächlichen Verhältnissen entspräche (vgl. pag. 929 und 947), zuerst nachgewiesen wurde, würde die Bildungsweise der Urmesodermzellen und Mesodermstreifen am ausgesprochensten erkennen lassen. Da aber die entodermale Natur der umfangreichen Invagination bei den Unioniden nunmehr als widerlegt zu betrachten ist, so erscheinen damit auch diese Verhältnisse als nicht fest genug begründet. Rabl fand bei Unio zwei Zellen, die sich schon im Blastulastadium durch ihre Grösse von den übrigen auszeichnen. Dieselben treten bei beginnender Gastrulation in die Furchungs-

höhle und sind dann symmetrisch zur Mediane gelagert. Durch rege Vermehrung dieser beiden Zellen sollen von ihnen aus die Mesodermstreifen ihren Ursprung nehmen.

Es muss hierzu bemerkt werden, dass auch aus den späteren Darstellungen von Schierholz (No. 49) und Goette (No. 15) das Vorhandensein der betreffenden, von Rabl gesehenen, grossen Zellen im Innern des jungen Embryos hervorgeht (Fig. 563 *A*, pag. 948). Nach Goettes Abbildungen könnten dieselben auch am Blastoporus liegen, da dieser allem Anschein nach von der durch Rabl dafür gehaltenen Schaleneinstülpung nicht weit entfernt ist (Fig. 563 *A*). Im allgemeinen kann man nicht sagen, dass die Mesodermstreifen bei den Lamellibranchiaten sehr deutlich zum Ausdruck kämen.

Zusammenfassung. Die Differenzirung der Keimblätter erfolgt bei den Muscheln schon sehr früh. Bereits während der Furchung sind die beiden primären Keimblätter deutlich unterschieden, und sehr bald macht sich auch die Anlage des mittleren Keimblattes bemerkbar (Fig. 552—554). Nach Erreichung des Gastrulastadiums findet sich das Mesoderm bereits in Form mehr oder weniger massiger Zellenanhäufungen (Mesodermstreifen), die allem Anscheine nach vom hinteren Pole ausgehen, zwischen Ectoderm und Entoderm. In der Anlage des Mesoderms und der Stellung des Blastoporus kommt schon früh eine bilaterale Gestaltung des Keimes zum Ausdruck.

3. Ausbildung und Bau der Trochophoralarve.

Mehr oder weniger deutlich kommt in der Entwicklung der Lamellibranchier ein Stadium zur Ausbildung, welches die grösste Aehnlichkeit mit der Trochophoralarve der Anneliden besitzt und welches man deshalb mit demselben Namen bezeichnet (Ray Lankester, Hatschek). Wie zu erwarten, ist dieses Stadium dann am ausgeprägtesten zu finden, wenn es, wie bei den Meeresmuscheln, eine freischwärmende Larve darstellt, (Teredo, Cardium, Mytilus, Ostrea u. a.), doch lässt es sich auch bei solchen Formen, bei denen dies nicht der Fall ist, noch deutlich erkennen (Cyclas, Pisidium). Bei den Unioniden hat das Trochophorastadium eine weit stärkere Rückbildung erfahren. Im allgemeinen ergibt sich also, dass die marinen Lamellibranchier die ursprüngliche Larvenform treuer bewahrt haben, als die im süssen Wasser lebenden, womit eine im Thierreich weit verbreitete Erscheinung auch bei den Lamellibranchiaten ihre Bestätigung findet. Doch weist eine Süsswasser-Muschel, nämlich Dreissena polymorpha (offenbar in Folge ihrer späten Einwanderung in das Süsswasser) Larvenformen auf, welche völlig mit denen der Meeresmuscheln übereinstimmen (Korschelt No. 27, Blochmann No. 3, Weltner No. 58).

Die Entstehung der Trochophoralarve und deren Gestaltung wurde am eingehendsten von Hatschek an Teredo studiert; ausserdem besitzen wir Beobachtungen von Brooks und Horst über die Austerentwicklung, sowie solche von Lovén über die Larven verschiedener anderer mariner Lamellibranchier (Modiolaria, Cardium, Montacuta). Das Trochophorastadium der Süsswassermuscheln ist durch Ziegler bei Cyclas genau untersucht worden. Wir halten uns hier hauptsächlich an die Hatschek'schen Befunde an Teredo, weil bei dieser Form, so weit bis jetzt bekannt, die Trochophoraform am deutlichsten ausgeprägt ist. Sehr übereinstimmend damit verhält sich die Larve von Ostrea

edulis, welche in Bezug auf die Bildung des Darmkanals (nach den Angaben von HORST) ein noch einfacheres Verhalten zeigt.

A. Das Trochophorastadium als freischwimmende Larve.

Bereits früher (pag. 928) lernten wir einige, auf die Bildung der epibolischen Gastrula bezügliche Entwicklungsstadien von Teredo kennen (Fig. 552 *A—C*). Dieselben erfahren zunächst dadurch eine weitere Umbildung, dass durch Ueberwachsung der am Rande des Blastoporus gelegenen Mesodermzellen die letzteren in's Innere einbezogen werden und durch weiteres Vorwachsen des Ectoderms nunmehr der Schluss des Blastoporus erfolgt (Fig. 552 *C*). Wie sich dieser letztere zu der nun stattfindenden Bildung des Mundes verhält, konnte bei Teredo nicht festgestellt werden, doch scheint die Schliessung des Urmundes an der Bauchseite in der Gegend des Mundes zu erfolgen. Dieser letztere tritt in einem wenig späteren Stadium in Form einer Ectodermeinstülpung auf (Fig. 555 *A*). Eine Vergleichung dieses Stadiums mit den zur Trochophora führenden Entwicklungsstufen lehrt, dass die Längsaxe der letzteren mit derjenigen der Gastrula nicht identisch ist, sondern allem Anschein nach ungefähr einen rechten Winkel damit bildet. Ein ähnliches Verhältniss macht sich bei Ostrea geltend (Fig. 554 *A—E*). Bei der Auster gelangt der Blastoporus nicht zum Schluss, sondern es scheint, als ob die Ectodermeinsenkung, welche auch hier den Vorderdarm liefert, in der Umgebung des Blastoporus auftritt, so dass die Verbindungsstelle zwischen Ecto- und Entoderm auf diese Weise nach innen versenkt wird. Die Umgestaltung des Urdarmes (Entodermes der Gastrula) zum Mitteldarm der Larve kann sich bei Ostrea insofern einfacher vollziehen, als derselbe schon früh aus einer grösseren Anzahl von Zellen bestand (Fig. 554 *A—D*). Bei Teredo hingegen bleiben die beiden grossen Entodermzellen sehr lange erhalten, und es schnüren sich von ihnen vorläufig nur einige kleinere Entodermzellen ab (Fig. 555 *B*). Die Ausbildung einer Mitteldarmhöhle und die innige Vereinigung mit der Vorderdarmeinstülpung geht daher erst später vor sich (Fig. 555 *C*)[1]). Infolgedessen wird der Darm gewiss bei Teredo erst weit später functionsfähig, als dies bei der Auster der Fall ist. Bei letzterer scheint auch der Enddarm bereits früher gebildet zu werden. Die Bildung des Enddarms erfolgt nach der Beobachtung HATSCHEK's an Teredo als eine Ectodermeinstülpung am hinteren Körperende, welche sich in der Folge mit dem Mitteldarm verbindet (Fig. 555 *C*).

Noch ehe die soeben besprochenen Bildungsvorgänge am Embryo abliefen, haben sich andere wichtige Umgestaltungen desselben vollzogen, die vor allen Dingen seine äussere Form betreffen. Schon zur Zeit der Bildung des Vorderdarmes begann sich das Ectoderm vom Entoderm abzuheben, wodurch einmal die Bildung der primären Leibeshöhle veranlasst wurde und gleichzeitig eine auffallende Veränderung der Gestalt des Embryos erfolgte (Fig. 554 und 555). Der bisher ungefähr eiför-

[1]) Die Angabe von BROOKS, dass sich bei der amerikanischen Auster der Blastoporus schliesst und Mund sowohl wie After als Neubildungen erscheinen, die mit ihm nichts zu thun haben, lässt sich mit HORST's Befunden nicht vereinigen. Es würde damit ein Verhalten gegeben sein, wie wir es bei den Süsswassermuscheln antreffen werden (vgl. pag. 939 und 948). Dasselbe möchte man eher als eine Rückbildungserscheinung auffassen und sollte es deshalb bei den freischwärmenden Larven der marinen Lamellibranchier weniger erwarten.

mige Embryo erfährt sodann in seiner vorderen Parthie eine Verbreiterung, vermöge deren der präorale Theil eine flache kuppelförmige Gestalt annimmt, während der postorale Theil konisch zuläuft; kurz, es kommt nunmehr die Gestalt zur Ausbildung, welche wir bereits früher von der Trochophora der Anneliden kennen lernten (vgl. pag. 174 und ff.)

Zur Zeit der beginnenden Gestaltsveränderung des Embryos tritt auch bereits die für die Trochophora charakteristische Bewimperung auf, indem sich zwei vor dem Munde gelegene und das Scheitelfeld umsäumende Zellreihen mit Wimpern bedecken (Fig. 555 *A*). Dadurch kommt der aus einer doppelten Wimperreihe bestehende präorale Wimperkranz zu Stande. Derselbe tritt in den folgenden Stadien der Entwicklung von Teredo weniger hervor, weil sich der ganze Körper mit Wimpern bedeckt (Fig. 555 *B*), welche späterhin grösstentheils wieder verloren

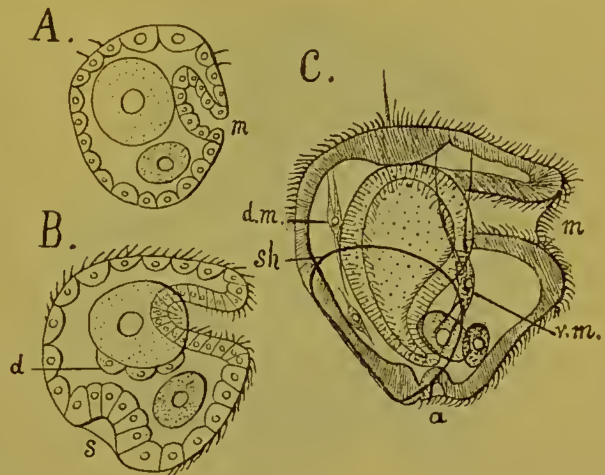


Fig. 555. *A—C* Embryonen und Larve von Teredo (nach Hatschek). Die Entodermzellen sind schwach, die Mesodermzellen dichter punktirt.

a After, *d* Mitteldarmanlage, *dm* dorsaler, *vm* ventraler Längsmuskel, *m* Mund, *s* Schalendrüse, *sh* Schale.

gehen. Dann persistirt nur der zweireihige, präorale Wimperkranz, und hinter dem Munde tritt zuerst die Andeutung eines postoralen Wimperkranzes auf. Dieser setzt sich allmählich gegen die Rückenseite hin fort, bis der geschlossene postorale Wimperkranz aus ihm entstanden ist. Derselbe besteht aus nur einer Reihe von Wimpern (Fig. 558 *w*). Zwischen präoralem und postoralem Wimperkranz bleibt ebenfalls eine Zone zarterer Wimpern erhalten, welche Hatschek als adorale Wimperzone bezeichnet. Auch hinter dem After findet sich noch ein wenig umfangreiches Cilienfeld. Ein Schopf stärkerer Geisseln, oder eine einzelne dicke Geissel, welche inmitten des Scheitelfeldes mancher Muschellarven erscheint, lässt die, in Folge der Körperform und der Wimpervertheilung, schon grosse Aehnlichkeit mit der Annelidentrochophora noch mehr hervortreten (Fig. 558).

Während der postorale Wimperkranz und die adorale Zone wohl der Nahrungszuführung dienen, hat der präorale Wimperkranz vor Allem die Ortsbewegung der Larve zu vermitteln. Ihn findet man daher bei den frei lebenden Larven immer besonders gut entwickelt, während der postorale Kranz und die übrige Bewimperung zurücktreten kann. Entsprechend seiner Function als wichtigstes Bewegungsorgan der Larven sieht man ihn bei manchen marinen Muschellarven zu so starker Ausbildung gelangen, dass der ihn tragende vordere Theil gegen den übrigen Körper abgesetzt erscheint. Das tritt besonders im Stadium einer leichten Contraction des Körpers hervor, wie sie Figur 556 von der Auster darstellt. Dieser besonders in die Augen springende Theil des Larven-

körpers ist es, welchen man als Velum bezeichnet hat. Das Velum kann, zumal in späteren Stadien, durch besondere Muskeln zurückgezogen werden, sodass dadurch die Larve stark contractil erscheint. Besonders ist es ein ventraler und ein dorsaler Retractor, welcher dabei in Betracht kommt (Fig. 556, *vm* und *dm* und Fig. 558). Im vorderen (präoralen) Theil, also im Bereich des Velums, weist die Larve zuweilen eine mehr oder weniger starke Pigmentirung auf (so bei Dreissena), welche ihr ein eigenthümliches und besonders auffallendes Aussehen verleiht (Fig. 557 *A*).

Das Velum bildet ein so vorzügliches Bewegungsorgan für die Muschellarven, dass dieselben mit seiner Hilfe sehr rasch und in bestimmten Richtungen schwimmen, also nicht wie viele andere pelagische, mit Wimperung versehene Larven mehr im Wasser flottiren. Eine solche in Bewegung befindliche Muschellarve bietet in der Stellung, in welcher man sie an der Oberfläche des Wassers gewöhnlich zu Gesicht bekommt, d. h. mit dem Velum nach oben gerichtet, ein sehr charakteristisches Aussehen dar (Fig. 557 *A*). Der starke Wimperbesatz führt eine fast continuirliche rädernde Bewegung aus. In dieser Stellung der Larve ist deren ganzer übriger Körper vom Velum überdeckt. Welchen bedeutenden Umfang das letztere gegenüber dem Körper erreichen kann, erkennt man z. B. recht deutlich an älteren Stadien der Dreissenalarve (Fig. 557 *C*), bei welcher das mächtige Velum weit aus den Schalenklappen hervorgestreckt wird. Bei dieser Form wird übrigens das Zusammenfalten und Einziehen des Velums dadurch befördert, dass in der Medianlinie eine sich mehr und mehr vertiefende Furche auftritt, welche gewissermassen ein Zusammenklappen der beiden polsterartigen Hälften veranlasst. So gewinnt das Velum ein eigenthümliches zweitheiliges Ansehen, was besonders während des Entfaltens desselben deutlich wird, aber auch in anderen Stellungen der Larve am ausgebreiteten Velum hervortritt (Fig. 557 *B* und Fig. 560). Man wird dadurch an das zweitheilige Velum der Gastropoden erinnert, und zwar ist diese Aehnlichkeit noch auffallender, als bei dem stark reducirten Velum von Cyclas, bei welcher Form Ziegler auf dieses Verhalten hingewiesen hat (vgl. pag. 944).

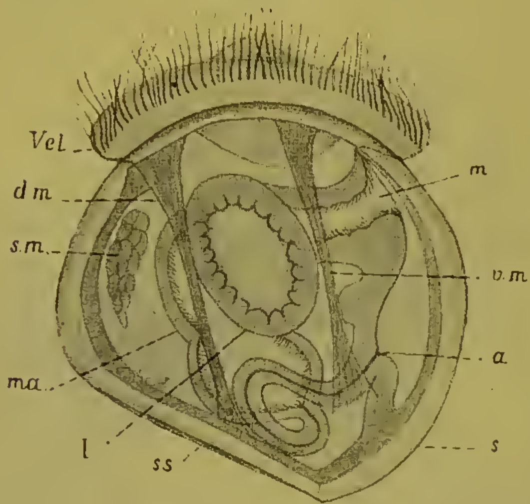


Fig. 556. Larve von Ostrea edulis (nach Huxley aus Ryder's Abhdlg. No. 46). *a* After, *dm* dorsaler Längsmuskel, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *s* Schale, *sm* Schliessmuskel, *ss* Schalenschloss, *Vel* Velum, *vm* ventraler Längsmuskel.

Zumeist scheinen die Muschellarven in sehr früher Zeit die Eihülle zu verlassen, sei es nun, dass sie noch längere Zeit im Schutze des mütterlichen Körpers verweilen, wie es bei Teredo und der europäischen Auster geschieht oder aber direct in's Freie gelangen. Letzteres ist z. B. bei der amerikanischen Auster, bei Modiolaria, sowie wohl auch bei Mytilus und Dreissena der Fall. Die winzigen, etwa birnförmig gestalteten Larven der letzteren Form werden bereits vor Erreichung des Trochophorastadiums,

sowie als Trochophora frei schwimmend an der Oberfläche des Wassers angetroffen.

Ehe wir die weitere Uebereinstimmung der Muschellarven mit der Annelidentrochophora, die sich besonders auf die innere Organisation bezieht, hervorheben, müssen wir zunächst auf einen bisher nicht berücksichtigten Charakter derselben aufmerksam machen, welcher sie von allen anderen (nicht Mollusken-) Larven sofort unterscheidet. Das ist die sogenannte Schalendrüse. Schon in ziemlich früher Zeit, bei Ostrea bereits auf dem Stadium der Gastrula (Fig. 554 *B*), bei Teredo wenig später, senkt sich an der Rückenfläche in der Nähe des hinteren Poles eine durch Erhöhung der Zellen etwas verdickte Parthie des Ectoderms muldenförmig ein (Fig. 555 *B*). Diese Einsenkung, welche die Anlage der Schalendrüse darstellt, vertieft sich bald nachher bedeutend, so dass sie dann als Blindsack erscheint (Fig. 554 C und 562 pag. 947). Eine gewisse drüsige Natur zeigt dieses Gebilde dadurch an, dass seine Zellen die für viele Drüsenzellen charakteristische Längsstreifung aufweisen; bald beginnt denn auch eine Ausscheidung von Substanz, welche sich über der äusseren Oeffnung und dem Rande der Schalendrüse als ein dünnes Häutchen bemerkbar macht (Fig. 554 *C*, Fig. 555 *B*). Dies ist die erste Andeutung der Schale, und es ergibt sich daraus, dass dieselbe in der Anlage unpaar ist.

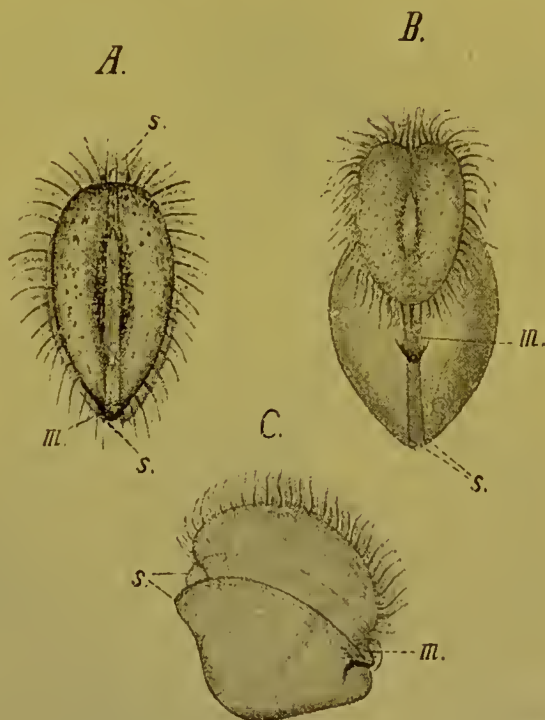


Fig. 557. *A—C* Larven von Dreissena polymorpha in verschiedenen Stellungen; *A* von oben auf das Velum, *B* schräg von oben und von vorn, *C* (ältere Larve) von der Seite gesehen (Original).

m Gegend des Mundes, *s* Schale. Das Velum erscheint (besonders in *A*) stark pigmentirt. In *C* sieht man die Retractoren vom Velum aus nach hinten verlaufen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung gleicht sich mit dem Wachsthum des Embryos die Schalendrüseneinstülpung wieder aus und erscheint zunächst nur als eine flache, von der Schalenanlage bedeckte Einsenkung (Fig. 554 *D* und 563), um später ganz zu verstreichen. Gleichzeitig ist auch die Schale umfangreicher geworden und liegt nun einem Theil des Rückens und der Seitenflächen sattelförmig auf (Fig. 555 *C*, 554 *E* und 563 *C*). Durch das Umbiegen nach den Seiten wird die Zweitheiligkeit der Schale angebahnt, die sich bald durch die in der Medianlinie des Rückens auftretende scharfe Trennungslinie deutlich zu erkennen gibt. Dieselbe entspricht dem Schlossrand der fertigen Schale; in den Figuren 555 *C* und 554 *E* ist sie durch die gerade Linie am Rücken der Larve angedeutet. (Man vergleiche auch die Bildungsweise der definitiven Schale bei Cyclas, pag. 942.) — Welchen bedeutenden Umfang die Schale dann weiterhin an der frei

schwärmenden Larve erreicht, ist aus den Fig. 556 und 557 *B* und *C* zu erkennen. Man sieht, dass die Schale über den Körper hinausragt, was nur dadurch möglich ist, dass die Bildung der beiderseitigen Mantelfalten bereits erfolgte. Diese stellen je eine von den Seiten ausgehende Duplicatur des Ectoderms dar, deren äussere Lamelle dicht an der Schale anliegt, während die innere Lamelle von der kielförmig gewordenen Bauchregion der Larve durch einen tiefen Spaltraum getrennt ist (Hatschek. Man vergleiche hierzu auch die Bildung des Mantels bei Cyclas, wo dieselbe erst später erfolgt, pag. 942).

In dem zuletzt geschilderten Zustand ihrer Ausbildung dient die Schale der Larve schon als wirksamer Schutz, denn infolge der Contractilität des Velums kann der ganze Körper zwischen die beiden Schalenklappen zurückgezogen werden. Die Schale vergrössert sich mit dem fortschreitenden Wachsthum der Larve; bei Dreissena erkennt man schon bald concentrische Zuwachsstreifen, deren Zahl mit dem Alter mehr und mehr zunimmt. Das Wachsthum der Larve selbst, ehe sie sich metamorphosirt, ist bei der letztgenannten Form ein sehr beträchtliches, und entsprechend verhalten sich offenbar auch die marinen Muschellarven.

Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, wie der Besitz der Schale die Trochophora der Lamellibranchiaten (und der Mollusken überhaupt) gegenüber den Trochophoralarven anderer Gruppen in höchst augenfälliger Weise unterscheidet. Bei aller sonstigen grossen Uebereinstimmung tritt in diesem frühen Stadium doch schon die Differenzirung in einer bestimmten, für die Mollusken charakteristischen Richtung auf. Weitere äusserlich am Körper auftretende Molluskencharaktere der Trochophora sind der zwischen Mund und After als Ectodermwulstung hervorsprossende Fuss und die zuerst als papillen- oder leistenförmige Erhebungen des Ectoderms angedeuteten Kiemenanlagen; doch damit betreten wir bereits das Gebiet der Umwandlung des Larvenstadiums in das ausgebildete Thier. Ehe wir hierauf eingehen, haben wir noch einige wichtige Charaktere der Trochophoralarve selbst zu besprechen, welche ihre Uebereinstimmung mit der Anneliden-Trochophora noch stärker hervortreten lassen.

Indem wir uns zunächst an die ectodermalen Gebilde halten, bemerken wir inmitten des Scheitelfeldes unterhalb der starken Geisseln, wo solche vorhanden sind, eine Ectodermverdickung, welche nach Form und Lage durchaus der Scheitelplatte der Annelidenlarven entspricht (Fig. 558 *sp;* vgl. auch Fig. 118—120, pag. 174 u. ff.) Von ihr, die als Centralorgan anzusehen ist und später das Cerebralganglion liefert, soll ein System peripherer Nerven ausgehen.

Bei den Trochophoralarven der Anneliden findet sich unter dem präoralen Wimperkranz ein Nervenring (vgl. pag. 175). Unseres Wissens ist ein solcher bei den Larven der Lamellibranchier noch nicht nachgewiesen, aber bei der sonstigen grossen Uebereinstimmung beider Larvenformen ist sein Vorhandensein im Ganzen recht wahrscheinlich.

Ausser der Scheitelplatte wird nach Hatschek's Beobachtung an der Trochophora von Teredo noch ein weiterer Bestandtheil des centralen Nervensystems gefunden, nämlich die als umfangreiche Ectodermverdickung zwischen Mund und After gelegene ventrale Ganglienanlage (Fig. 558 *g*), welche später in das Pedalganglion übergeht. Commissuren zwischen beiden Centralorganen des Nervensystems, welche den Vergleich mit dem oberen

Schlundganglion und der Bauchganglienkette der Anneliden noch augenfälliger machen würden, sind in diesem Stadium nicht nachzuweisen (Hatschek).

Zu beiden Seiten der ventralen Ganglienmasse entstehen als wenig umfangreiche Ectodermeinstülpungen die Otolithenbläschen in ähnlicher Lagerung wie bei der Anneliden-Trochophora (Fig. 118 *B*, pag. 174). Feine Härchen, die an ihrer Wand befestigt sind, tragen einen im Centrum gelegenen, stark lichtbrechenden Otolithen von runder Form (Fig. 558 *ot*).

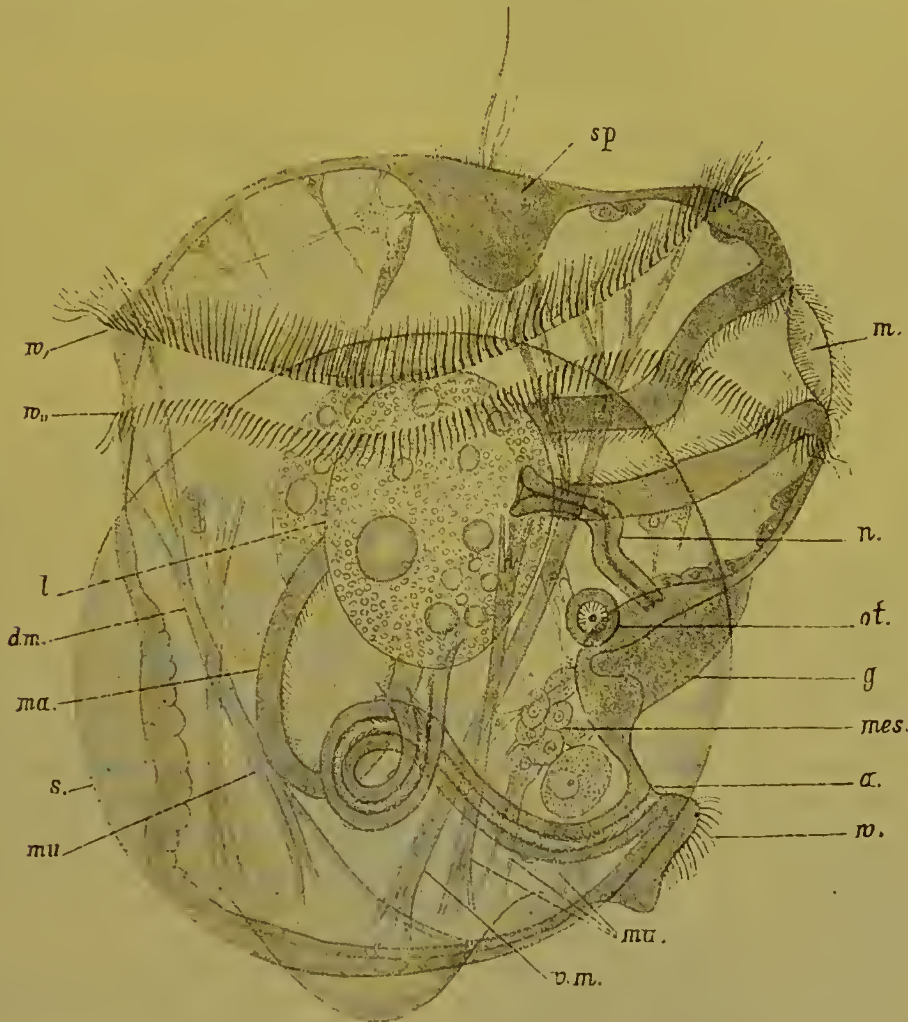


Fig. 558. Larve von T e r e d o (nach Hatschek).
a After, *dm* dorsaler Längsmuskel, *g* ventrales (Pedal-)Ganglion, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *mes* Mesoderm, *mu* Längsmuskeln, *n* Urniere, *ot* Hörbläschen, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte, *vm* ventraler Längsmuskel, *w* postanales Wimperbüschel, *w*, präoraler, *w*,, postoraler Wimperkranz.

Augenflecke mit eingelagerter Linse, welche Lovén bei einigen pelagischen Muschellarven (so auch bei M y t i l u s) beobachtete, treten allem Anschein nach erst in späteren Stadien der Entwicklung auf, d. h. wenn die Larve schon über das Stadium der eigentlichen Trochophora hinaus ist. Sie liegen dann neben dem Oesophagus, also hinter dem präoralen Wimperkranz, und sind deshalb nicht mit den auf dem Scheitelfeld, das heisst vor dem präoralen Wimperkranz gelegenen Augen der Annelidenlarven zu vergleichen.

Als Ectodermeinstülpungen sind, wie schon früher erwähnt wurde, Oesophagus und Enddarm von Teredo entstanden (Fig. 555 *A* und *C*). Ehe sich beide definitiv mit dem Mitteldarm verbanden, musste dieser erst durch Bildung neuen Zellenmaterials aus den noch wenig veränderten grossen Entodermzellen eine sackförmige Gestalt erhalten. Die letzteren bleiben bei Teredo sehr lang erhalten (Fig. 555 *B*); offenbar ist in ihnen ein reichliches Nährmaterial aufgespeichert, welches allmählich verbraucht wird und eine so frühzeitige Ausbildung des Darmes, wie sie bei Ostrea stattfindet, entbehrlich macht (Fig. 554). Während der Darm anfangs nur einfach gebogen und ähnlich wie bei der Anneliden-Trochophora gestaltet erscheint, macht er dann in Folge eines starken Wachsthums bald einige Windungen (Fig. 558).

Bisher haben wir der ursprünglichen Mesodermanlage und ihren Derivaten keine Beachtung geschenkt, doch sind gerade sie von besonderer Wichtigkeit. Von den beiden anfangs neben dem Blastoporus und sodann (ventral) zu Seiten des Afters gelegenen ursprünglichen Mesodermzellen sollen nach Rabl und Hatschek die symmetrisch gelegenen Mesodermstreifen nach vorn verlaufen, indem ihre Bestandtheile wie bei den Anneliden durch Theilung der Urmesodermzellen geliefert werden, welche ihrerseits lange Zeit unverändert den Charakter der Blastomeren bewahren (Fig. 555). So deutlich freilich und in so starker Entwicklung wie bei den Anneliden treten die Mesodermstreifen hier nicht auf, vielmehr lösen sich schon früh zahlreiche Elemente von dem Stamm des Mesoderms ab, um sich in der primären Leibeshöhle zu vertheilen. Diesen entstammen die Muskeln der Larve. Indem sich die anfangs rundlichen Zellen strecken, Fortsätze aussenden und schliesslich eine fibrilläre Structur annehmen, gehen aus ihnen die langgestreckten Muskelfäden hervor (Fig. 555 *C* und 558). Es bilden sich zunächst die vom hinteren Theil der Schale nach dem Scheitelfelde ziehenden Retractoren des Velums aus. Später kommen noch verschiedene kürzere Muskeln hinzu, welche ebenfalls von der Innenfläche der Schale in der Gegend des Schlosses ausgehend ihre Insertion in der postoralen Körperregion finden (Fig. 558). Diese Muskeln scheinen hauptsächlich als Schalenschliesser zu fungiren (Hatschek). Letztere Function kommt aber vor Allem dem ebenfalls bald auftretenden, aus langgestreckten Mesodermzellen gebildeten Muskel zu, welcher, dorsal vom Darmkanal die Leibeshöhle quer durchsetzend, von einer zur anderen Schalenklappe zieht. Dieser Schalenschliesser tritt bei den Larven vieler Muscheln schon sehr früh auf (Fig. 556 *sm*).

Ganz in der Nähe der Mesodermstreifen, am vorderen Ende derselben, findet sich ein Organ, welches noch fehlt, um die Uebereinstimmung der Lamellibranchiaten-Trochophora mit derjenigen der Anneliden zu einer beinahe vollständigen zu machen, nämlich die Urniere. Dieselbe erscheint nach Hatschek's Beobachtung, welcher Forscher sie zuerst auffand, als ein längliches Gebilde mit enger Höhlung (Fig. 558 *n*). In späteren Stadien verlängerte sich dasselbe und legt sich mit seinem äusseren Ende an das Ectoderm an, um durch eine feine Oeffnung nach aussen zu münden. Seine Höhlung kleidet sich mit zarten, nach aussen gerichteten Cilien aus, und das innere Ende erscheint trichterförmig gegen die Leibeshöhle verbreitert. So besitzt dieses Organ, welches auch von Ziegler an Cyclas beobachtet wurde, alle Eigenschaften der früher von den Annelidenlarven beschriebenen Kopfniere. Das gleiche primitive Excretionsorgan werden wir auch bei der Trochophora der Gastropoden wieder antreffen (pag. 1015).

Während Hatschek bei Teredo eine Communication des Urnierenkanals mit der Leibeshöhle für wahrscheinlich hält, konnte sich Ziegler von dem Vorhandensein einer solchen bei Cyclas nicht überzeugen. Dort verliert sich das innere Ende des Kanals in einer Anhäufung von Mesodermzellen. Der Kanal wird nach Ziegler's Annahme von grossen durchbohrten Mesodermzellen gebildet, wie sie in ähnlicher Weise auch bei den Gastropoden vorkommen.

B. Das Trochophorastadium in der Embryonalentwicklung der Süsswassermuscheln.

Unter den Süsswassermuscheln weist, wie schon pag. 931 erwähnt wurde, nur Dreissena eine freischwärmende Larve auf und zwar zeigt dieselbe genau die Beschaffenheit, welche wir von der Trochophora und späteren Stadien der marinen Muscheln kennen lernten. Daher musste sie auch schon im vorigen Abschnitt zur Betrachtung herangezogen werden (Fig. 557, pag. 935). Besonders ähnlich sind die Larven der Dreissena denen von Mytilus, wie sie Wilson schildert (No. 59).

Das Verhalten von Dreissena ist sowohl im Hinblick auf die übrigen im süssen Wasser lebenden Mollusken, wie auch auf die Süsswasserformen aus den Abtheilungen der Anneliden, Turbellarien und Hydroiden von Interesse, da diese insgesammt die freischwärmenden Larven verloren haben. Es ist dies so zu erklären, dass Dreissena, die eine nahe Verwandte von Mytilus ist, mit den übrigen Charakteren einer marinen Form auch die freischwärmenden Larven beibehalten hat. Man nimmt an, dass sie vor noch nicht allzulanger Zeit in das Süsswasser eingewandert ist, doch ist sie bereits völlig zu Süsswasserform geworden (v. Martens No. 34), wodurch die noch völlig ursprüngliche Beschaffenheit ihrer Larven bemerkenswerth erscheint.

Die übrigen Süsswassermuscheln weisen die Trochophoraform nur als ein Stadium ihrer Embryonalentwicklung auf, und zwar zeigt dieselbe im Vergleich mit den marinen Muscheln eine starke Rückbildung. Dass letzteres wirklich der Fall ist, darauf deuten schon die complicirteren Bildungsverhältnisse des Darmkanals hin. Sowohl bei Cyclas und Pisidium, wie auch bei den Unioniden schliesst sich der Blastoporus; dann schnürt sich der Urdarm vom Ectoderm ab, so dass jetzt ein hinten und vorn geschlossenes Entodermsäckchen vorhanden ist. Dasselbe setzt sich erst später wieder mit dem Ectoderm in Verbindung. Dieses geschieht erstens durch die Vorderdarmeinstülpung, deren Beziehung zum Blastoporus auch hier nicht feststeht, und sodann durch die Bildung des Enddarms[1]. Indem sich so das Entodermsäckchen an zwei Stellen mit dem Ectoderm vereinigt, ist der Darmkanal angelegt. Derselbe setzt sich dann wahrscheinlicher Weise doch aus denselben Bestand-

[1] Die Angaben, dass der Blastoporus direct in den After übergeht (so bei Pisidium nach Ray Lankester), bedürfen einer Nachprüfung, da die ursprünglicheren Verhältnisse bei den marinen Lamellibranchiaten davon nichts erkennen lassen. Allerdings scheint auch nach Ziegler's Angaben bei Cyclas der Vorgang so zu verlaufen, dass der After am hintern Ende des allerdings vorher zum Schluss gelangten schlitzförmigen Blastoporus seine Entstehung nimmt. Eine Ectodermeinstülpung, welche den Hinterdarm liefert, soll jedenfalls bei dieser Form nicht vorhanden sein.

theilen wie bei der Trochophora zusammen, nachdem zu seiner Bildung ein grösserer Umweg gemacht wurde.

Der besonders wichtige Theil der Muschellarve, das Velum, hat bei den Formen, welche nicht mehr als Trochophoralarven ausschwärmen, eine sehr starke Rückbildung erfahren. Von dem Wimperapparat der Trochophora ist bei Cyclas nur ein wenig umfangreiches Flimmerfeld erhalten, welches sich über und unter dem Munde, sowie seitlich von demselben ausbreitet. ZIEGLER homologisirt dieses Flimmerfeld der adoralen Wimperzone der Trochophora und meint, dass der zur Ernährung in Beziehung stehende Theil des Velums theilweise erhalten geblieben, während der nicht mehr zur Verwendung kommende Abschnitt, welcher hauptsächlich der Ortsbewegung dient, völlig geschwunden sei. Entsprechend der Rückbildung des Velums haben auch die Larvenmuskeln eine Reduction erfahren.

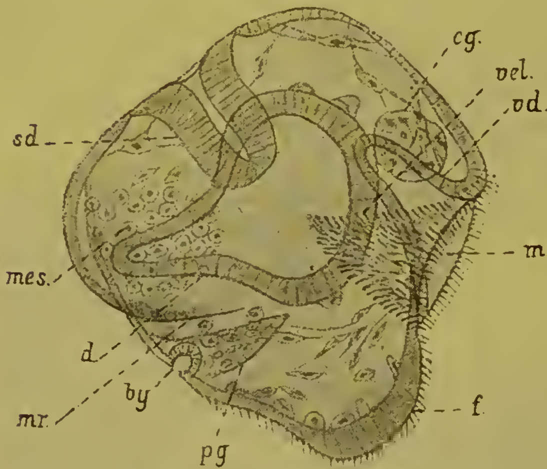


Fig. 559. Embryo von Cyclas cornea auf dem Trochophora-Stadium (nach Figuren von E. ZIEGLER combinirt).

by Byssusdrüse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fuss, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *mr* Anlage des Mantels, *pg* Pedalganglion, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm, *vel* Velarfeld.

Dass bei Cyclas die Urniere vorhanden ist, wurde schon weiter oben erwähnt. Von weiteren Organen der Trochophora konnte ZIEGLER noch die Mesodermstreifen, die Schalendrüse und die Scheitelplatte nachweisen.

Die geschilderte Organisation der Embryonen der Süsswassermuscheln macht es zweifellos, dass sie dem Stadium der Trochophora entsprechen. Wie bei Cyclas ist dasselbe auch bei Pisidium nachzuweisen; bei den Unioniden allerdings sind stärkere Rückbildungsprocesse eingetreten, in Folge deren die Organisation der Trochophora nur noch schwer zu erkennen ist. Ein Rest des Wimperapparates der freischwärmenden Larven ist auch bei ihnen zurückgeblieben (Fig. 562 bis 564, pag. 947) und verursacht die bekannte Rotation des Embryos innerhalb der Eihaut, doch liegt dies Wimperschild nach den bestimmten Angaben von SCHIERHOLZ, SCHMIDT und GOETTE nicht vorn, sondern am hinteren Theil des Körpers, so dass es dann also nicht als letzter Ueberrest des Velums gedeutet werden kann, wie dies versucht wurde, sondern vielmehr dem analen Wimperbüschel entsprechen würde.

4. Die Umwandlung in das ausgebildete Thier.

Da für die Lamellibranchiaten das Auftreten einer freischwärmenden Larve das ursprüngliche Verhalten darstellt, so haben wir auch bei der Umwandlung dieser freien Larve in das ausgebildete Thier die ursprünglichsten Verhältnisse zu erwarten. Nun ist aber von keinem der marinen Lamellibranchier die Weiterentwicklung im Zusammenhang bekannt, so dass wir uns hauptsächlich an die Süsswassermuscheln halten

müssen. Doch sahen wir, dass auch bei Cyclas die Trochophoraform in recht deutlicher Weise zur Ausbildung kam, und man wird deshalb annehmen dürfen, dass hier auch die Umwandlungsvorgänge keine zu starke Modification erfahren haben. Zur Vergleichung bieten sich die einzelnen Daten, welche aus der Entwicklung der marinen Lamellibranchier bekannt geworden sind.

Schon an der Trochophoralarve tritt bei den Meeresmuscheln unterhalb der Schale der Mantel auf und umgibt mit der letzteren einen grossen Theil des Körpers. Jederseits sind die Mantelfalten durch einen schmalen aber tiefen Spalt von dem bei Teredo an der Ventralseite kielförmig gestalteten Körper getrennt. Vom Fuss ist zu dieser Zeit noch nichts zu bemerken (Fig. 558). Er entsteht erst später durch eine Vorwulstung des Ectoderms, in welche sich eine reiche Masse von Mesodermzellen hineindrängt. In der Nähe davon legen sich die Kiemen an. Sie erscheinen entweder als zwei Ectodermleisten zu beiden Seiten des Körpers da, wo die innere Lamelle der Mantelduplicatur in das Körperepithel übergeht (so bei Teredo und Cyclas), oder sie werden ebenda in Form einzelner hinter einander stehender Papillen angelegt. Letzteres gilt z. B. für Mytilus, Dreissena und die Unioniden, auch scheinen nach Jackson bei der Auster die Verhältnisse entsprechend zu liegen.

In dem Stadium, welches bei Cyclas und Pisidium der Trochophora gleichgesetzt werden muss, hat der Fuss bereits eine bedeutende Ausdehnung. Er nimmt die ganze Ventralfläche zwischen Mund und After in Form der dort befindlichen mächtigen Hervorragung des Ectoderms ein (Fig. 559 *f*). Später streckt er sich mehr in die Länge und verräth dann in seiner Gestalt und Lagerung zum übrigen Körper schon deutlich die Gestaltung, welche er beim ausgebildeten Thier annehmen wird (Fig. 561).



Fig. 560. Aeltere Larve von Dreissena polymorpha (Original). *f* Fuss, *m* Mund, *s* Schale, *v* Velum.

Bei den frei schwärmenden Larven erreicht der Fuss bereits einen ziemlichen Umfang, wenn die Larve noch im Besitze ihrer Beweglichkeit ist. Anfangs nur ein stummelförmiges Gebilde, welches erst wenig aus der Schale hervorragt, wächst der Fuss bald in die Länge und wird mit wurmartig tastenden Bewegungen weit aus der Schale vorgestreckt (Fig. 560).

Die Larve weist also in diesem Stadium ausser ihrem provisorischen Bewegungsorgan, dem Velum, bereits das definitive Bewegungsorgan der Muschel auf. Uebrigens pflegt der Fuss, soviel wir bei Dreissena beobachten konnten, während des (noch immer sehr lebhaften) Umherschwimmens der Larve eingezogen zu werden; insofern entspricht also die Figur 560, welche die Ausdehnung des Fusses bei gleichzeitigem Vorhandensein des Velums zeigen soll, nicht ganz der Wirklichkeit, obwohl ein ähnlicher Zustand zur Zeit, wenn die Larve gerade das Velum auszubreiten und den tastend aus der Schale hervorgestreckten Fuss zurückzuziehen beginnt, gelegentlich eintritt.

Die Oberfläche des Fusses ist im Trochophorastadium, wie auch später, mit einer feinen Flimmerung bedeckt. Da, wo sich die obere Grenzlinie der letzteren am hinteren Theil des Körpers befindet, tritt beiderseits von der Mittellinie eine grubenförmige Einsenkung des Ecto-

derms auf, welche gerade über der massigen Zellanhäufung des in Bildung begriffenen Pedalganglions gelegen ist (Fig. 561 *B*). Es ist dies die paarige Anlage der Byssusdrüse von Cyclas.

Beide Gruben sinken bald mit sammt dem dazwischen gelegenen Ectodermtheil tiefer ein, so dass sie nun eine gemeinsame äussere Oeffnung haben; ihr Epithel wird zu Drüsenzellen umgebildet, welche den bekannten, zur Anheftung der Embryonen resp. der jungen Muscheln dienenden Byssusfaden secernieren (Fig. 561 *by*). Beim weiteren Wachsthum des Körpers wird die paarige Anlage der Byssusdrüse immer tiefer in's Innere gezogen und mündet dann durch einen langen Gang mit enger Oeffnung nach aussen. Später verfällt die Drüse (bei Cyclas) der Rückbildung und ist beim ausgewachsenen Thier nur noch als ein sackförmig gestaltetes Rudiment anzutreffen. Bei anderen Muscheln hingegen functionirt sie bekanntlich zeitlebens in starkem Maasse (vgl. auch unten pag. 955).

Bei der von Voeltzkow (No. 57) aufgefundenen, im Darmcanal einer Synapta lebenden Entovalva ist an der hinteren Kante des keilförmigen Fusses ein Saugnapf ähnliches Gebilde vorhanden, welches bei der Vorwärtsbewegung und Festheftung der Muschel Verwendung findet. Seiner Lage nach könnte dasselbe wohl der modificirten Byssusdrüse entsprechen, doch sind darüber noch nähere Nachrichten in Aussicht gestellt. Auch bei der in Kalkröhren lebenden Gastrochaena kommt am Fuss ein Haftapparat, bestehend aus Ectodermeinsenkungen mit umgebender Drüsenmasse, zu Stande, welcher zur Anheftung der breiten Sohle des Fusses an die Innenfläche der Röhre dient, aber nicht der Byssusdrüse entsprechen soll, denn diese tritt nach Sluiter hier ganz zurück (No. 53). — Bei Entovalva erreicht der Fuss eine mächtige Entwicklung, und der Mantel überwächst (wie auch bei Gastrochaena, vgl. pag. 957) die Schale, sonst scheint die Entwicklung dieser parasitischen Muschel keine Besonderheiten aufzuweisen. Sie besitzt Trochophoralarven von typischer Gestaltung, welche in einem vom Mantel gebildeten Brutraum der Muschel zur Entwicklung kommen, von hier in den Darm der Holothurie und mit den Excrementen in's Freie gelangen, wo sie sich (wohl in der gewöhnlichen Weise) weiter entwickeln. Erst die ziemlich ausgebildeten jungen Muscheln wandern durch den Mund der Holothurie in den Oesophagus ein.

Wenn die Ausbildung der äusseren Gestalt des Fusses schon ziemlich weit fortgeschritten ist, bleibt das mit der Bewimperung der Trochophora in Beziehung gebrachte adorale Flimmerfeld noch immer erhalten (Fig. 561 *A* und *B*), dagegen macht die Schale jetzt eine wichtige Umgestaltung durch, welche sie ihrer definitiven Form entgegenführt. Nach Ziegler's Beobachtung, auf welche sich diese Darstellungen stützen, soweit sich dieselben auf Cyclas beziehen, macht sich jederseits von der dorsalen Mittellinie eine Anhäufung kleiner Kalkconcremente unter dem cuticularen, unpaaren Schalenhäutchen bemerkbar (Fig. 561 *A*, *s*„). Dieselbe vergrössert sich und nimmt bald die Form der definitiven Schale an (Fig. 561 *B*, *s*„). Jetzt ist ein Schalenplättchen an jeder Seite vorhanden, doch stossen beide noch nicht zusammen, sondern sind von der dorsalen Mittellinie etwas entfernt. Dort tritt dann eine streifige Verdickung des cuticularen Schalenhäutchen auf, welche von einem zum anderen dorsalen Schalenrand (Wirbel) zieht und die Anlage des Ligaments darstellt.

Bevor die Bildung der Schale so weit vor sich gegangen ist, hat schon die Mantelbildung ihren Anfang genommen. Beiderseits vom After

und über demselben entsteht eine Vorwulstung des Ectoderms (Fig. 559 *mr*). Dieselbe erhebt sich zu einer Falte und schreitet von hinten nach vorn am Körper vor (Fig. 561 *A*, *mr*).

In ähnlicher Weise wie bei Teredo (pag. 936) schiebt sich der Mantel mit der Schale von der dorsalen nach der ventralen Seite mehr vor. Die äussere Lamelle des Mantels liegt der Schale dicht an, während die innere die nunmehr auftretende Mantelhöhle begrenzt. Mit der wachsenden Schale vergrössert sich auch der Mantel mehr und mehr, und beide umgeben jetzt schon einen grossen Theil des Körpers (Fig. 961 *B* und 571 pag. 968).

Erst sehr spät scheinen die Siphonen zur Ausbildung zu kommen, wo sie überhaupt vorhanden sind. Sie entstehen durch dichtes Zusammenlegen der beiden Mantelränder, Verschmelzen derselben und Auswachsen der betreffenden Stellen zu langen, röhrenförmigen Gebilden.

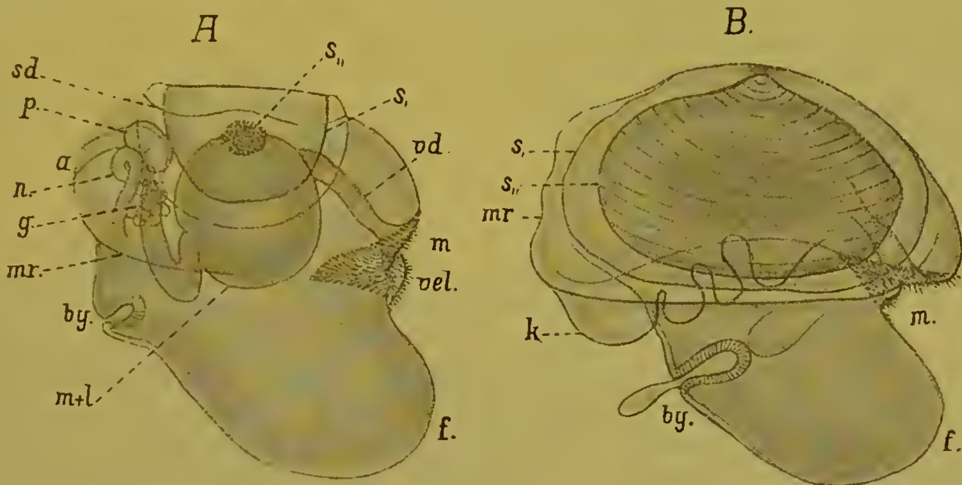


Fig. 561. *A* und *B* Embryonen von Cyclas cornea (nach E. Ziegler). *a* After, *by* Byssusdrüse, *f* Fuss, *g* Genitalanlage, *k* Kieme, *m* Mund, *m + l* Magen und Leber, *mr* Mantelrand, *n* Niere, *p* Pericardialbläschen, *s*, Unpaares Schalenplättchen, *s*,, Anlage der Kalkschale, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm, *vel* Velarfeld.

Nach Entstehung der Mantelfalte tritt an der inneren Fläche derselben abermals eine Faltung des Ectoderms auf, welche, wie die Mantelfalte selbst, von hinten nach vorn fortschreitet. Dies ist die erste Anlage der Kiemen (Fig. 561 *B*, *k*), welche sonach in ganz entsprechender Weise wie bei Teredo angelegt werden. Die Kiemenfalte ist von einer feinen Flimmerung bedeckt. Die weitere Differenzirung der Kiemen erfolgt bei Cyclas vom Vorderende der Falte her, und auch sie zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit dem entsprechenden Vorgang bei Teredo. Vom unteren, freien Rande her beginnend, faltet sich die äussere Lamelle der Kiemenfalte nach innen, wodurch parallele, von unten nach oben aufsteigende Rinnen an der Aussenfläche entstehen. Ganz entsprechende Einfaltungen bildet die innere Lamelle, beide treffen aufeinander und verschmelzen zusammen. An diesen Verlöthungslinien erfolgt dann aber eine Durchbrechung der Kiemenlamellen, wodurch in ihnen die vertical zu ihrer Längsrichtung gestellten Kiemenspalten entstehen (Fig. 561 *B*).

Eine derartige Entstehungsweise der Kiemen, wie sie bei den beiden Muscheln, deren Entwicklung zufälliger Weise am besten bekannt ist, beobachtet wurde, gilt nicht für alle Muscheln, ja es ist

sogar wahrscheinlich, dass sie nur einen abgeleiteten Zustand darstellt. Bei verschiedenen Muscheln mit typischen Larvenformen, so z. B. bei Mytilus, Dreissena und Ostrea, entstehen die Kiemen in Form von Papillen, welche sich reihenweise hinter einander anlagern und später mit einander in Verbindung treten. Auf die hierbei sich abspielenden Bildungsvorgänge soll erst später (pag. 962) eingegangen werden.

Bei der Ausbildung der äusseren Gestalt der Muschel ist noch die Entstehung der Mundlappen zu erwähnen. Dieselben scheiden sich beim ausgebildeten Thier in ein oberes (vorderes) und unteres (hinteres) Paar. Nach Ziegler's Beobachtung entstehen dieselben bei Cyclas auf folgende Weise. Das den Mund umgebende Flimmerfeld erfährt durch eine nach beiden Seiten hin verlaufende Furche eine Trennung in einen oberen und einen unteren Theil. Der erstere ist der Oberlippe, der letztere der Unterlippe zuzurechnen. Diese beiden Theile nun sind es, welche durch Auswachsen den Mundlappen ihren Ursprung geben. Zur Zeit, da der Mantel über die Oberlippe hinabwächst, tritt an dieser eine mediane Einsenkung auf, und eine ebensolche macht sich auch an der Unterlippe erkennbar, so dass Ober- und Unterlippe in zwei seitliche Abtheilungen getrennt werden. Diese beginnen nun sich faltenartig zu erheben und in die Mundlappen auszuwachsen.

Durch die geschilderte Bildungsweise der Mundlappen wird die bereits von Lovén ziemlich bestimmt geäusserte Vermuthung, dass das Velum der Larve in die Mundlappen übergehen möchte, theilweise bestätigt. In der Zweitheilung der Mundlappen findet Lovén bereits eine Uebereinstimmung mit dem zweitheiligen Velum der Gastropoden, und diese Uebereinstimmung wird noch durch Ziegler's Beobachtung der medianen Spaltung des Flimmerfeldes von Cyclas verstärkt. Dann könnte man den geringen, oberhalb des Mundes gelegenen Abschnitt des Flimmerfeldes als letzten Rest des vorderen Wimperkranzes der Trochophora ansehen. Im Uebrigen scheint aber, wie schon früher gezeigt wurde, das Flimmerfeld von Cyclas hauptsächlich dem adoralen Theil der Larvenbewimperung zu entsprechen. Diese dient aber der Nahrungsaufnahme mehr als der Ortsbewegung, und wir sehen hier den betr. Theil des Larvenkörpers in ein Organ des ausgebildeten Thieres übergehen, welches die gleiche Function besitzt. Die Bedeutung der Mundlappen liegt hauptsächlich in ihrer Beziehung zur Nahrungsaufnahme, welche sie durch ihre Stellung am Körper und den Besitz der Wimperbekleidung unterstützen (Thiele, No. 55). Von Wichtigkeit würde es sein, genau das Schicksal des gesammten Velums, d. h. des vor Allem als Velum in Anspruch genommenen präoralen Theiles, bei einem marinen Lamellibranchier kennen zu lernen.

Die Umbildung der Lamellibranchiatenlarve zum ausgebildeten Thier ist vor Allem charakterisirt durch das gänzliche Zurücktreten des bei ihr so umfangreichen präoralen Körpertheiles. Während sich bei der Larve, zwischen Mund und Schale, das mächtig entwickelte Velum ausbreitet (Fig. 555—558, pag. 933—937 und Fig. 559, pag. 940), verkürzt sich diese Strecke später bedeutend (Fig. 561 *A*) und schwindet schliesslich fast ganz, wie es dem Verhalten des ausgebildeten Thieres entspricht, dem ja ein eigentlicher Kopfabschnitt beinahe völlig verloren gegangen ist.

Während die besprochenen äusseren Gestaltsveränderungen am Embryo sich vollzogen, hat derselbe auch bereits eine bedeutende Vervollkommnung seiner inneren Organisation erfahren, doch soll hierauf erst später eingegangen werden. Die Jungen von Cyclas und Pisidium

verlassen das Mutterthier erst, wenn sie im Ganzen bereits dessen Organisation erreicht haben.

Abweichungen der späteren Entwicklung bei den Monomyariern im Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen der Dimyarier.

Von den Monomyariern ist nur bei Ostrea der Uebergang der Larve zum ausgebildeten Thier etwas genauer untersucht worden, und danach scheint ihre Entwicklung mit derjenigen der übrigen marinen Lamellibranchier bis zu einem gewissen Punkte stark übereinzustimmen. Wie sehr dies bezüglich der frühen Entwicklung der Fall ist, wurde schon oben gezeigt (pag. 929 und Fig. 554 und 556 pag. 934). Die Trochophoralarve besitzt bereits einen Schalenschliesser (Fig. 556 *sm*), welcher dadurch entstand, dass sich Mesodermzellen in die Länge strecken, neben einander anordnen und an beiden Schalenklappen festheften. Dieser Schliessmuskel von Ostrea liegt dorsal vom Darm, entspricht also insofern durch seine Lagerung dem vorderen Schliessmuskel der Dimyarier, welcher ebenfalls dorsal vom Darm, d. h. vom Oesophagus angetroffen wird (Fig. 571, *vsm*, pag. 968). Der definitive Schliessmuskel der Monomyarier liegt aber ventral vom Darm (Fig. 571 *hsm*), zeigt demnach die Lagerung des hinteren Muskels der Dimyarier und ist diesem homolog zu setzen. Es kann also der Schliessmuskel der Austerlarve nicht derselbe sein wie derjenige des ausgebildeten Thieres. Diese bereits von verschiedenen Forschern (Huxley, Horst u. A.) betonte Differenz klärt sich denn auch durch die spätere Entwicklung, welche besonders durch Jackson eingehender studiert wurde (No. 22 und 23).

Das Larvenstadium, in welchem nur ein (nämlich der vordere) Schliessmuskel vorhanden, bezw. weiter ausgebildet ist, als der erst in Entstehung begriffene hintere Schliessmuskel, wird auch bei einer ganzen Anzahl anderer Muscheln angetroffen, so bei Cardium, Montacuta, Modiolaria, Mytilus, Dreissena, Pisidium. Auch bei den Unioniden scheint zuerst der vordere Schliessmuskel angelegt zu werden, wie dies überhaupt bei fast allen daraufhin beobachteten Muscheln der Fall ist.

Bei Cyclas hingegen soll nach Ziegler's Angabe der hintere Schliessmuskel dem vorderen in der Ausbildung vorangehen, doch wurde schon erwähnt, dass bei dem verwandten Pisidium zuerst der vordere Muskel angelegt wird. Wenn für Mytilus die frühere Ausbildung des hinteren Schliessers angegeben worden ist (Lacaze-Duthiers No. 28), so dürfte dies darauf beruhen, dass die Larvenstadien, welche von dem genannten Forscher sowie von Lovén (No. 33) untersucht wurden, bereits ältere waren. Nach Wilson (No. 59) kommt auch bei der jungen Mytiluslarve der vordere Schliessmuskel früher als der hintere zur Ausbildung, und ebenso verhält sich die nahe verwandte Dreissena (Korschelt, No. 27).

Nach der Entstehung des vorderen Schliessmuskels tritt bei Ostrea in ähnlicher Weise, wie bei den Larven der obengenannten Muscheln, ein hinterer, ventral vom Darmkanal gelegener Schliessmuskel auf (Jackson). Ostrea, und wie sie wohl auch die übrigen Monomyarier, besitzt eine Zeit lang zwei (einen vorderen und hinteren) Schliessmuskel von ungefähr gleicher Stärke, ganz so wie die Dimyarier. Erst indem der vordere

dieser beiden Muskeln zur Rückbildung gelangt, wird Ostrea zum Monomyarier.

Wenn die Muschellarven anfangs einige Zeit nur einen Schliessmuskel besitzen, so darf man also nicht, wie es geschehen ist, von einem Monomyarier-Stadium sprechen und den bleibenden Zustand der Monomyarier als durch eine Bildungshemmung in dieser Hinsicht, d. h. durch die mangelnde Ausbildung eines zweiten Muskels entstanden denken. Die Dimyarier durchlaufen demnach nicht nur kein Monomyarier-Stadium im eigentlichen Sinne, sondern die Monomyarier weisen vielmehr in der Jugend die beiden typischen Schliessmuskeln der Dimyarier auf.

Wie durch den Besitz zweier Schliessmuskeln, stimmt die Larve, bezw. die junge Muschel, auch in der übrigen Organisation mit den Larven anderer Lamellibranchiaten überein, doch macht sich später auch darin der Uebergang zur festsitzenden Lebensweise geltend.

Die bisher frei schwimmende, mit zwei ganz symmetrischen Schalen und den beiden Muskeln ausgestattete Larve setzt sich fest, indem ihr Mantel eine Kittmasse producirt, welche wohl aussen an die linke Schale gelangt und diese mit der Fläche an der Unterlage festkittet (Huxley, Ryder). Nunmehr macht sich in der weiteren Ausbildung der Muschel jene Hinneigung zu einer radiären Gestaltung geltend, welche man an der ausgebildeten Auster kennt, und welche vielfach bei solchen Thieren beobachtet wird, welche eine festsitzende Lebensweise annehmen. Der allein übrig bleibende, hintere Schliessmuskel rückt ziemlich in die Mitte des Thieres. Der vordere Theil des Körpers macht allmählich eine Drehung (um die verticale Axe) von beinahe einem rechten Winkel, so dass der Mund, welcher anfangs dem langen, freien Rande der Schale stark genähert lag, nunmehr in die Nähe des Wirbels zu liegen kommt. Durch diese Drehung ist auch die kreisförmige Ausbreitung von Kiemen und Mantel zu erklären, welche am ausgebildeten Thier zu erkennen ist. Der Fuss, dessen Function unterdrückt ist, bleibt rudimentär. Es wird von der Auster angegeben, dass sie direct von der frei schwimmenden Larve zur festsitzenden Form überginge, und dass daher der Fuss für sie unnöthig sei (Jackson). Bei einem anderen Monomyarier hingegen, nämlich bei Pecten, ist der Fuss in der Jugend sehr gut entwickelt und dient der Muschel als Bewegungsorgan, später wird er jedoch auch hier reducirt, da sich die ältere Muschel durch Klappbewegungen der Schalen schwimmend fortbewegt (Jackson)[1]. Auch bei anderen Muscheln, nämlich solchen Dimyariern, welche eine vorzugsweise festsitzende Lebensweise führen, wie z. B. Dreissena polymorpha, tritt der anfangs recht umfangreiche Fuss (Fig. 560, pag. 941) in der Ausbildung verhältnissmässig zurück. Dreissena durchläuft, nachdem das Velum zur Rückbildung gelangt ist und ehe sie sich festsetzt, ein Stadium, auf welchem sie mit Hilfe ihres Fusses sehr lebhaft umherkriecht (No. 27). Uebrigens führt diese Muschel auch später noch zeitweilig Bewegungen aus, die aber in Folge der starken Reduction des Fusses nur noch sehr langsam vor sich gehen (No. 58).

---

[1]) Die Entwicklung von Pecten ist durch Fullarton studiert worden, doch ist aus dieser von 4 Tafeln begleiteten Arbeit (No. 14) nur ungefähr so viel zu ersehen, dass die Entwicklung bis zum späteren Larvenstadium in ganz ähnlicher Weise wie bei anderen marinen Muscheln verläuft. Die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier wurde nicht verfolgt.

5. Der Entwicklungsgang der Najaden (Unioniden).

Die Entwicklung der Unioniden unterscheidet sich so wesentlich von derjenigen der übrigen Muscheln, dass dieselbe, mit Ausnahme der Eifurchung, hier für sich betrachtet werden muss. Sie hat offenbar durch Veränderung der äusseren Lebensverhältnisse gewisse, sehr durchgreifende Modificationen erfahren, und zwar war es auf die gesammten späteren Entwicklungsvorgänge von grossem Einfluss, dass die Jungen, bezw. Larven, eine temporär parasitische Lebensweise annahmen, indem sie sich an den Kiemen oder der Haut der Fische festsetzten. Sie erlangten dadurch auch bestimmte Charaktere, welche sie später wieder verlieren, so dass bei den Unioniden eine eigene Larvenform zur Ausbildung kommt, welche nicht mit der Larve der marinen Lamellibranchier zu vergleichen, sondern eigens von ihnen erworben ist.

Die Entwicklung der Najaden ist von einer ganzen Anzahl Forschern studiert worden. Während sich Flemming, Rabl, Goette und Schierholz mit der Embryonalentwicklung beschäftigten, wurde der spätere Entwicklungsgang neuerdings wieder von dem letztgenannten Autor, sowie früher von Forel, (No. 13), Leydig, (No. 32), Braun (No. 4 und 5), Balfour (Handb. Entw. Gesch.), F. Schmidt (No. 50) u. A. untersucht.

A. Die früheren Entwicklungsvorgänge.

Es wurde bereits früher (pag. 929 und ff.) mitgetheilt, dass die Unioniden eine Invaginationsgastrula aufweisen, und dass vor der Ausildung derselben grosse Mesodermzellen aus dem Zusammenhang der Blastulazellen in die Furchungshöhle treten. Noch ehe es zur Bildung des sehr unansehnlichen Urdarmes kommt, welcher seinen Ursprung jedenfalls, wie bei den anderen Lamellibranchiaten, von den Makromeren der inäqualen Furchungsstadien herleitet, tritt an der Keimblase eine Einsenkung auf, die sich mehr und mehr vertieft (Fig. 562 *sd*). Sie wird von voluminösen, körnig und daher dunkel erscheinenden Zellen gebildet, und ihre ganze Gestaltung lässt es wohl erklärlich erscheinen, dass man sie längere Zeit für den Urdarm gehalten hat (vgl. pag. 929). Diese Einsenkung entspricht aber ihrer Lage nach nicht der Ventralseite, sondern ist am Rücken des Embryos gelegen, und über ihr, die sich allmählich wieder ausgleicht (Fig. 563 *A—C*, Fig. 564 *A*)[1]), tritt das Schalen-

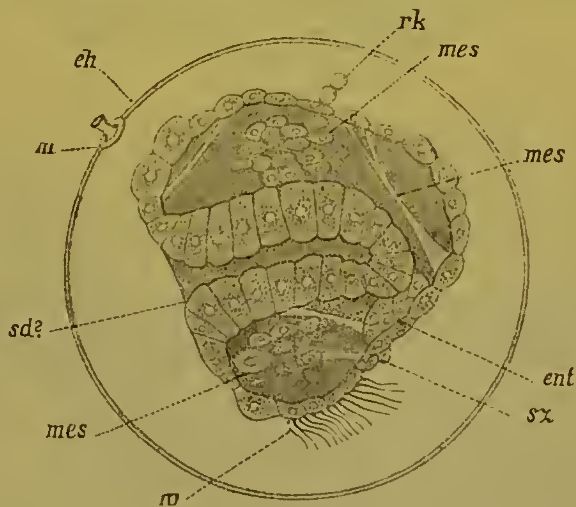


Fig. 562. Embryo von Anodonta in der Eihülle (nach Schierholz).
ent Entodermsäckchen, *eh* Eihaut, *m* Mikropyle, *mes* Mesodermzellen, zum Theil in Muskelzellen ausgewachsen, *rk* Richtungskörper, *sd* Schalendrüse, *sz* seitliche Zellen, *w* Wimperfeld am Hinterende.

[1]) Zu den Figuren 562 und 564 *A* muss bemerkt werden, dass sie schon vor längerer Zeit bei dem damaligen Mangel instructiver Bilder zur Illustrirung dieser

häutchen auf. Man hat es also in ihr mit der Schalendrüse zu thun, wie GOETTE nachwies.

Die Bildung der Schale entspricht sonach ganz dem Vorgang, wie er bei den marinen Lamellibranchierlarven stattfindet (Fig. 554 u. 555, pag. 929 u. 933) und auch bei Cyclas beobachtet wird (Fig. 559, pag. 940), nur dass die Schalendrüse einen ganz besonders grossen Umfang zeigt und sehr früh auftritt. Diese frühzeitige Bildung der Schale möchte man am ehesten, wie es auch GOETTE thut, auf die (noch zu besprechende) wichtige biologische Bedeutung der Schale für die Larve zurückführen und ebenso das Zurücktreten des Darmes durch die parasitische Lebensweise der Larve erklären, infolge deren der Darm erst spät zum Functioniren bei der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme und Verdauung gelangt.

Wenn man die Schale des Najadenembryos mit derjenigen der typischen Muschellarven vergleicht, so liegt es auch nahe, die übrigen Theile desselben zu den Organen der Trochophoralarve in Beziehung zu setzen. Abgesehen von den entodermalen und mesodermalen Theilen,

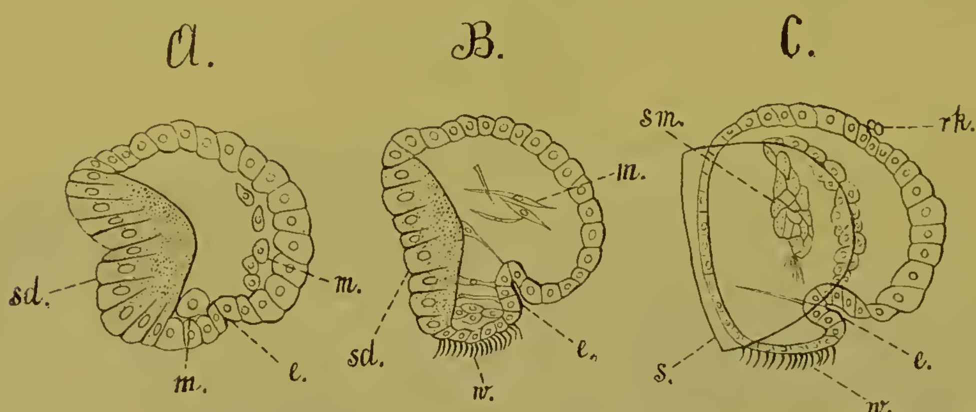


Fig. 563. *A—C* Embryonen von Anodonta piscinalis im optischen Mediandurchschnitt (nach GOETTE).
e Entodermanlage (Urdarm), *m* Mesoderm, *rk* Richtungskörper, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sm* Schliessmukel, *w* Wimperbüschel am Hinterende des Embryos.

deren bereits Erwähnung gethan wurde (pag. 929 und 930), fällt besonders das bewimperte Feld in's Auge (Fig. 562—564 *w*), welches offenbar den letzten Rest der Bewimperung der frei schwärmenden Larve darstellt. Dieses Wimperfeld entspricht nicht, wie man anfangs vermuthete, einem Ueberbleibsel des Velums, sondern es bezeichnet das Hinterende des Körpers, und ist demnach wohl eher der ventralen Bewimperung oder dem analen Wimperfeld der Trochophora gleich zu setzen (pag. 933, Fig. 555, 558). Dem Velum, d. h. der präoralen Parthie der Trochophora, würde beim Embryo von Anodanta die breite Parthie entsprechen, welche vor der Schale und dem Entodermsäckchen gelegen ist. In dem jüngeren Embryo der Fig. 562 erscheint diese Parthie nur von einer ziemlich dünnen Zellenlage gebildet, während sie bei dem Embryo der Fig. 564 *A* dickwandig ist, und aus

etwas schwierigen Verhältnisse in etwas schematischer Weise angefertigt wurden. Die Verhältnisse liessen sich damals noch nicht mit völliger Sicherheit übersehen. So gilt dies z. B. für die Entfernung des Entodermsäckchens von der Schalendrüsenmündung in Fig. 562, was für die Entstehung des Mesoderms von Wichtigkeit wäre (vgl. pag. 930). Nunmehr liegt GOETTE's Darstellung dieser Verhältnisse vor, welche dieselben klärt. Einige Copien nach GOETTE (Fig 563 *A—C*) sind deshalb noch beigegeben.

vacuolenhaltigen Zellen besteht, wie sie Ziegler in ähnlicher Weise für das rudimentäre Velum von Cyclas beschreibt. Die Gestaltung dieser Parthie des Embryos erinnert an die bei den Embryonen der Gastropoden als Kopfblase bezeichnete Auftreibung des präoralen Theiles, welches Verhältniss hier noch mehr als bei Cyclas hervortritt, worauf schon Ziegler aufmerksam gemacht hat.

In dieser Gegend des Embryos werden verschiedentlich die Richtungskörper noch angetroffen (Fig. 562 und 563 *C*), was für die nicht ganz leichte und bis auf Schierholz (No. 49) gewöhnlich falsch dargestellte Orientirung des Embryos einen Hinweis liefert.

B. Die weitere Entwicklung bis zur Larve und deren Parasitismus.

Aus dem Vorhergehenden ergab sich, dass die Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung der Unioniden bereits sehr früh zum Ausdruck kommen und sich sowohl in der inneren, wie äusseren Beschaffenheit des Embryos

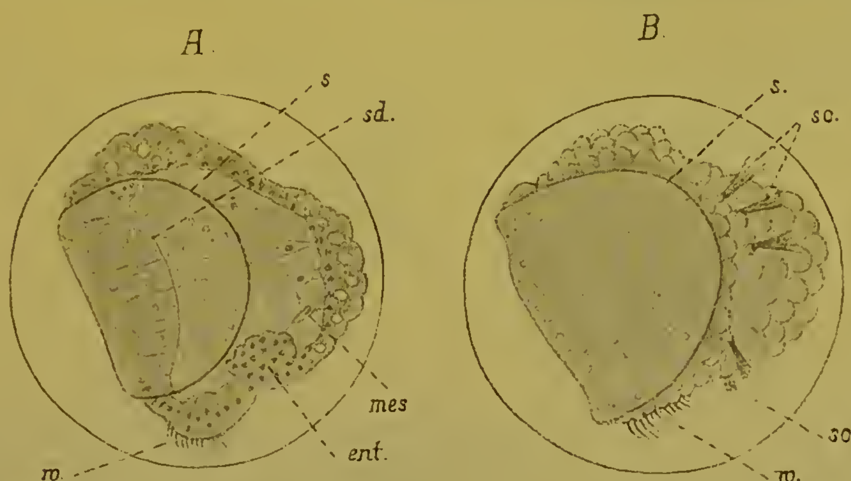


Fig. 564. *A* und *B* Embryonen von Anodonta. (*A* unter Zugrundelegung einer Figur von Flemming, etwas schematisirt, *B* nach Schierholz). *A* durchsichtig mit aufliegender Schale gedacht, *B* Oberflächenansicht.

ent Entoderm (Anlage des Mitteldarms), *mes* Mesoderm, *s* unpaares Schalenhäutchen, *sd* Schalendrüse, *so* Sinnesorgane, *w* Wimperfeld am hinteren Körperende.

geltend machen. In dem Stadium, bis zu welchem wir seine Ausbildung verfolgten, stellt er eine rundliche, nicht ganz regelmässig geformte Blase dar, welche von einer einschichtigen Ectodermlage gebildet wird, und an deren Innenseite wohl hier und da schon einzelne der an Zahl vermehrten und theilweise in die Länge gestreckten, muskelfaserartigen Mesodermzellen sich anlegen (Fig. 563 und 564). Bei diesem jungen Embryo liegt die Schale zunächst sattelförmig der Dorsalseite auf (Fig. 563 *C* und 564 *s*).

Später kommt dann unter dem unpaaren Schalenhäutchen die zweiklappige Schale zur Anlage. Wahrscheinlich geschieht dies in ähnlicher Weise wie bei Cyclas; eine Differenz, welche mit den Lebensverhältnissen der Unioniden zusammenhängt, ist jedoch insofern vorhanden, als jede Schalenklappe dreiseitig erscheint und ihre freie Spitze sich hakenförmig umbiegt. Dort trägt die Schale an ihrer Aussenfläche eine Anzahl kleiner Häkchen, welche wohl mit sammt den beiden, durch die Umbildung

der Schale gebildeten Haken während des parasitischen Lebens der Muschel zur Befestigung am Fischkörper dienen (Fig. 565 und 566 *sh*). Ehe die Schale noch diese Ausbildung erhalten hat, machte sich eine eingreifende Umgestaltung der ganzen Körperform bemerkbar. Die ventrale Parthie des Körpers, welche vorher von der Schale nicht bedeckt war, sondern über sie hinausragte (Fig. 564 *B*), erscheint jetzt gegen das Schloss der Schale, also nach der dorsalen Seite zu gedrängt (Fig. 565 *A*), und der ganze Körper ist somit in zwei Hälften geschieden, von denen jede einer Schalenklappe zugehört (Fig. 565 *A* und *B*). Auf diese Weise kommt die Bildung des Mantels zu Stande. Derselbe ist also in diesem Stadium auffallend umfangreich, während der übrige Körper stark gegen ihn zurücktritt und erst später seine Entwicklung aus der mittleren Parthie nimmt (Fig. 565).

Bei den geschilderten Vorgängen handelt es sich um tief eingreifende Wachsthumsprocesse, die wohl vor Allem durch die Ausbildung von Schale und Mantel beeinflusst werden. Die genaueren Details derselben scheinen uns noch weiterer Aufklärung bedürftig.

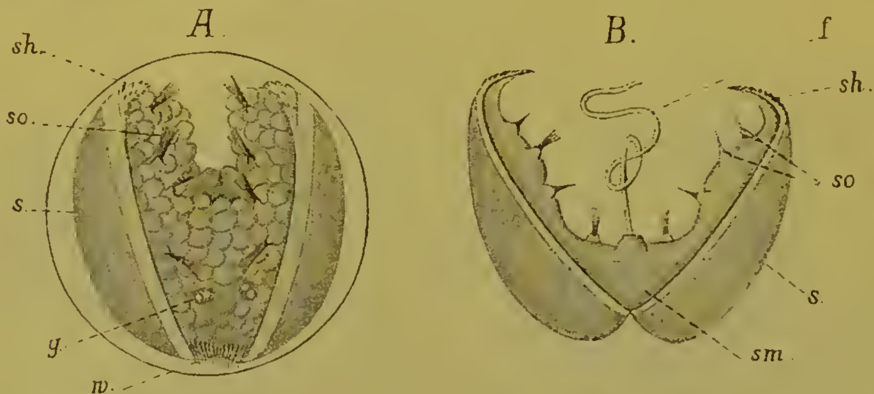


Fig. 565. *A* und *B*, Aelterer Embryo (innerhalb der Eihülle) und freie Larve (Glochidium) von Anodonta (nach SCHIERHOLZ und FOREL).
f Larvenfaden, *g* seitliche Gruben, *s* Schale, *sh* Schalenhaken, *sm* Schliessmuskel, *so* Haarbüschel der Sinnesorgane, *w* Wimperfeld.

Als ectodermale Bildungen sind früh jederseits am Embryo vier pinselartig gestaltete Organe aufgetreten (Fig. 564 *B*, *so*), die in Folge der beschriebenen Vorgänge ihre Lage verändern und dann an der Innenfläche des Mantels angetroffen werden. Jedes dieser Organe besteht aus einer hochprismatischen Zelle, welche eine Anzahl (anfangs 4—10, später bis zu 30) langer und feiner Sinneshaare durch eine überdeckende, durchbohrte Cuticula sendet (FLEMMING). Man hat es hier mit Sinnesorganen zu thun, welche allem Anschein nach beim Ansetzen der Larve an den Fisch eine Rolle spielen und jedenfalls eine späte Erwerbung darstellen.

Dementsprechend sind diese Sinnesorgane wohl als Differenzirungen des Mantels aufzufassen und ist ihnen kaum eine Beziehung zum Velum zuzuschreiben, wie man sie aus der Stellung des einen derselben entnehmen zu können glaubt (SCHIERHOLZ). Dieses eine Sinnesorgan behauptet nämlich eine isolirte Stellung und ist vor die Mundöffnung gerückt (Fig. 566, *A*).

Die Function der sehr eigenthümlichen Organe hat man sich in recht einleuchtender Weise so erklärt, dass sie den durch Berührung eines Fisches auf die Larve ausgeübten Reiz vermitteln und dadurch zur Auslösung der Muskelbewegung Veranlassung geben, welche ein Zusammenklappen und somit das Festhaken der Schalen bewirkt.

Zur weiteren Ausbildung der Unionidenlarve gehören noch einige wichtige Organe, zunächst der mächtige Schliessmuskel der Schale. Derselbe entsteht schon sehr früh durch Vermehrung der noch wenig differenzirten Mesodermzellen (Fig. 563 *C*, *sm*), indem diese sich in die Länge strecken und an die Schalenklappen ansetzen. So durchzieht der kurze, aber breite Muskel von einer Schale zur andern die Leibeshöhle (Fig. 565 *B*, *sm*). Ausser diesem umfangreichen Muskel sind noch eine Anzahl anderer, schwächerer Muskeln in Form langgestreckter Mesodermzellen vorhanden, welche sich in verschiedener Richtung an das Ectoderm ansetzen, ähnlich den Muskeln, welche bei der Trochophora die Contractionen des Larvenkörpers hervorrufen. Schierholz schreibt der Wirkung dieser Muskelzüge die früher besprochenen Umgestaltungen des äusseren Embryos zu. Auch für die Schalenhaken sind nach F. Schmidt besondere Muskeln in Form differenzirter Zellen des Mantels vorhanden.

Ein eigenartiges und charakteristisches Larvenorgan entsteht in der Medianlinie zwischen den beiden Mantelhälften als Einstülpung des Ectoderms (Rabl). Es wächst nach innen zu einem langen Drüsenschlauch aus, welcher sich mehrmals um den Schalenschliesser windet und einen Faden zäher Substanz absondert, welcher nach aussen tritt (Fig. 565 *B* und 566 *A*, *f*). Man hat dieses Organ als Byssusdrüse, entsprechend den gleichnamigen Organen anderer Lamellibranchiaten aufgefasst, doch ist diese Deutung trotz der ähnlichen Function des Organs nicht berechtigt, da es der Lage dieser Drüse gar nicht entspricht und später am Fuss der Larve zwei Ectodermeinstülpungen auftreten, welche als Homologa der Byssusdrüsse anzusehen sind (Carrière, F. Schmidt, Schierholz). Der Klebfaden ist demnach ebenfalls als provisorisches Larvenorgan aufzufassen.

Die Lage des Larvenfadens ist insofern eine sehr auffallende, indem er sich vor dem Munde befinden soll (Fig. 566 *A*). Der Mund ist ausserordentlich weit nach hinten gedrängt, wie auch der Darmkanal (*d*) einer kleinen hinteren Parthie der Larve angehört. Man hat dies auf die mächtige Entwicklung des Schliessmuskels (*sm*) zurückgeführt. Uns scheinen übrigens die morphologischen Verhältnisse dieser Larvenstadien im Vergleich zu dem früheren mit der Trochophora verglichenen Stadium noch immer weiterer Aufklärung zu bedürfen.

Zwischen den pinselförmigen Sinnesorganen und dem Wimperfeld bemerkt man am Embryo zwei Einsenkungen, die sog. seitlichen Gruben, über deren Bedeutung sich die Autoren nicht recht klar sind. Wenn wir die etwas dunkle Darstellung von Schierholz recht verstehen, meint er, dass aus den grossen Zellen am Boden dieser Gruben (wohl entsprechend den seitlichen Zellen der jüngeren Embryonen) die Pedalganglien hervorgehen. Da aber die Pedalganglien wie bei Cyclas unter den Einsenkungen liegen, welche die Byssusdrüse liefern, so könnten diese früh auftretenden Gruben vielleicht zu letzterer in Beziehung stehen (?). Auch bei Cyclas erscheint die paarige Anlage der Byssusdrüse bereits sehr früh (Fig. 559 und 560), und die Lagebeziehung der Gruben zum Fuss liesse sich mit dieser Deutung vereinigen. Allerdings scheint die eigentliche Bildung der Byssusdrüse bei Anodonta erst später stattzufinden.

Wenn der Embryo ungefähr die geschilderte Organisation erreicht hat, werden die Eier von der Muschel ausgeworfen, worauf im Wasser die Eihülle platzt und der Embryo heraustritt. Er wird hiermit zur Larvenform, die man mit besonderem Namen als Glochidium zu bezeichnen pflegt. Glochidium parasiticum hatten ältere Forscher

(Rathke, Jacobson) die in den Kiemen der Muscheln gefundenen und für Parasiten erachteten Embryonen genannt.

Die merkwürdige Thatsache, dass die Glochidien eine Zeit lang an Fischen parasitiren, wurde von Leydig (No. 32) entdeckt und sodann von Forel und Braun weiter verfolgt. Neuerdings geben F. Schmidt und Schierholz eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse, welcher wir uns hier besonders anschliessen. Danach verflechten sich die aus der Muschel nach aussen gelangten Larven mittelst ihrer Klebfäden zu grösseren Massen, welche am Boden ruhen und gelegentlich aufgewirbelt werden. Dann gelangen sie wohl auch zufällig an Fische, und mit Hilfe ihrer Schalenhaken gelingt es einigen von ihnen, sich hier festzusetzen. Unio beschränkt sich ausschliesslich auf die Kiemen der Fische, während sich die Glochidien von Anodonta in Folge ihrer besseren Hakenbewaffnung auch an den Flossen und an der Haut festzuheften vermögen.

Der Hakenapparat der Schale ist nach Schierholz bei Unio weniger gut entwickelt, und es ist von Interesse, dass bei gewissen Unioniden Nordamerikas die Hakenbewaffnung der Larvenschale ganz fehlen soll, wie Schierholz nach Angaben von Lea hervorhebt (No. 49). Das Gleiche ist übrigens nach den neueren Beobachtungen v. Jhering's (No. 25) auch bei den südamerikanischen Unionidenlarven der Fall, denen ausserdem die Haarbüschel und vielleicht auch der Larvenfaden fehlen. Bei allen diesen Unioniden scheinen demnach die biologischen Verhältnisse etwas anders zu liegen als bei unseren einheimischen Formen, und es wäre wünschenswerth, Genaueres darüber zu erfahren, wie sich die betreffenden Muscheln in Beziehung auf den Parasitismus der Larven verhalten [1]). Wie die Schalenhaken kann auch der Larvenfaden den Glochidien fehlen, so bei Anodonta complanata, obwohl die betreffenden Larven im Uebrigen die Organisation der Glochidien zeigen und ein parasitisches Leben führen (Schierholz).

Vom Gewebe des Fisches wird schon in kurzer Zeit eine Cyste um den Parasiten gebildet. Eine eigenthümliche, von den grossen Cylinderzellen des embryonalen Mantels gebildete, pilzförmige Wucherung dient nach Braun's Beobachtung dazu, das Gewebe des Wirthes und besonders die von den Schalenhaken erfassten Flossenstrahlen zu resorbiren, um deren Kalksalze der Larve zuzuführen. Dadurch dürfte wohl die Ernährung der letzteren vermittelt werden, so lange ihr Darmkanal noch nicht in Thätigkeit ist.

Die Zeit des Verharrens der Glochidien am Fisch scheint sich nach der Gunst oder Ungunst der Temperatur zu richten und schwankt zwischen wenigen Wochen und mehreren Monaten. Schierholz und Braun stellten fest, dass die Larven 72—73 Tage an den Fischen verblieben. In dieser Zeit macht die Larve ihre Veränderung zum ausgebildeten Thiere durch.

Larven von vollständig abweichender Gestaltung besitzen die südamerikanischen Verwandten unserer Anodonten, so dass v. Jhering, welcher diese Larven in den Muscheln auffand, sie für Parasiten gehalten hätte, wenn nicht die Uebereinstimmung der Eihülle sammt Mikropyle mit der Hülle der Ovarialeier jeglichen Zweifel über ihre Zugehörigkeit zur Muschel niedergeschlagen

---

[1]) Uns sind weitere Angaben über diesen Punkt nicht bekannt geworden, obwohl es nicht unmöglich ist, dass in der umfangreichen und schwer zu übersehenden malakozoologischen Litteratur solche existiren. v. Jhering theilt mit, dass er in Südamerika nie Unionidenlarven an Fischen vorfand.

hätte (No. 25). Die Brut findet sich bei den südamerikanischen Formen in den inneren Kiemen (im Gegensatz zu unseren einheimischen Unioniden, welche die Eier in den äusseren Kiemen tragen). Die Larven besitzen eine höchst eigenthümliche Form. Ihr Körper setzt sich aus drei Abschnitten zusammen: 1) einem mit Wimpern bedeckten kegelförmigen Vordertheil. 2) einem umfangreichen Mittelstück, in dessen Innerem Entodermelemente sowie zwei nierenförmige Gebilde (Byssusdrüsen?) zu erkennen sind, und dessen Dorsalseite von einem zarten Schalenhäutchen nur zum Theil bedeckt wird, 3) dem kurzen Schwanzende, welches sich gabelt und in Folge dessen mit zwei rundlichen Höckern endet, die mit hakenförmig gebogenen Borsten besetzt sind.

Ein sehr merkwürdiges Organ besitzen die Larven in einem sehr dünnen, aber breiten und flachen Bande, welches v. Jhering als Byssus bezeichnet. Dieses Band ist etwa in der Mitte des Körpers an der Ventralfläche befestigt, von wo aus es nach vorn zieht. Es ist etwas breiter als der Körper und übertrifft denselben 6—10 mal an Länge. Auch mit dem Vordertheil des Körpers soll es in Zusammenhang stehen.

Nach der nicht sehr eingehenden Darstellung, welche v. Jhering von der als „Lasidium" bezeichneten Larve gibt, und beim Fehlen jeglicher Angaben über die Entwicklungsweise dieser Larvenform, ist es vorläufig nicht möglich, dieselbe mit den völlig abweichend gebauten Unionidenlarven (Glochidien) oder den Larven anderer Lamellibranchier zu vergleichen.

C. Der Uebergang zum ausgebildeten Thier.

Schon sehr bald, am zweiten Tage nach dem Festsetzen, vollzieht sich die Rückbildung der nur zur Erlangung des Wirthes bestimmten Larvenorgane, nämlich des Klebfadens und der pinselförmigen Sinnesorgane. Gleichzeitig entsteht hinter diesen, in Rückbildung begriffenen Organen eine weite, grubenförmige Einsenkung der ventralen Fläche, welche die beiden, schon am Embryo vorhandenen, seitlichen Gruben in sich fasst (Fig. 566 *A* und *B*, *g*). An dieser Stelle erhebt sich nunmehr der Fuss in Form eines stumpfen Kegels. Er wächst bald ganz bedeutend. Gleichzeitig erhöhen sich die wallartigen Aussenränder der beiden seitlichen Gruben. Diese Erhebungen werden zur Anlage der Kiemen, welche zunächst in Form zweier geknöpfter Papillen aus ihnen hervorgehen (F. Schmidt).

Die Fig. 566 *C* zeigt die Kiemenanlage (*k*) in einem wenig späteren Stadium. Hier erscheint nunmehr auch der Fuss schon mächtig entwickelt. Er sowohl, wie die Kiemen, tragen Wimpern. Das hintere Wimperfeld des Embryos (*w*), welches immer noch zu erkennen war, als der Fuss schon einen bedeutenden Umfang erreicht hatte, schwindet nunmehr. Von Larvenorganen wären noch die Schalenhäkchen und der grosse Schliessmuskel in's Auge zu fassen. Die ersteren bleiben vorläufig erhalten, wie überhaupt die Schale bis zum Abfallen der jungen Muschel vom Fisch die embryonale Gestalt bewahrt; ja, die Embryonalschale ist noch an der Schale des ausgebildeten Thieres nachzuweisen. An der dreiseitigen Embryonalschale wird die längere der beiden freien Seiten als dem Vorderende der Muschel entsprechend angesehen, und in dieser Lage liegt sie auch wirklich als kleines Höckerchen dem Wirbel der ausgebildeten Schale auf (Braun).

Was den mächtigen Schliessmuskel der Larve anbetrifft, so dürfte derselbe seiner Lage nach dem vorderen Schliessmuskel der marinen

Larven entsprechen. Derselbe stellt nach der Auffassung von Braun und F. Schmidt ein blosses Larvenorgan dar und gelangt später völlig zur Rückbildung, so dass die beiden Schliessmuskel der fertigen Muschel als Neubildungen anzusehen wären. Dementgegen steht die Angabe von Schierholz, wonach der Larvenmuskel nur theilweise zerfiele, zum Theil aber in den vorderen definitiven Schliessmuskel überginge. Dieses Verhalten würde mit der Thatsache übereinstimmen, dass bei verschiedenen Muscheln der vordere Schliessmuskel zuerst auftritt und längere Zeit als einziger vorhanden ist (vgl. pag. 945); jedoch wird von Braun gegenüber Schierholz die frühere Angabe aufrecht erhalten.

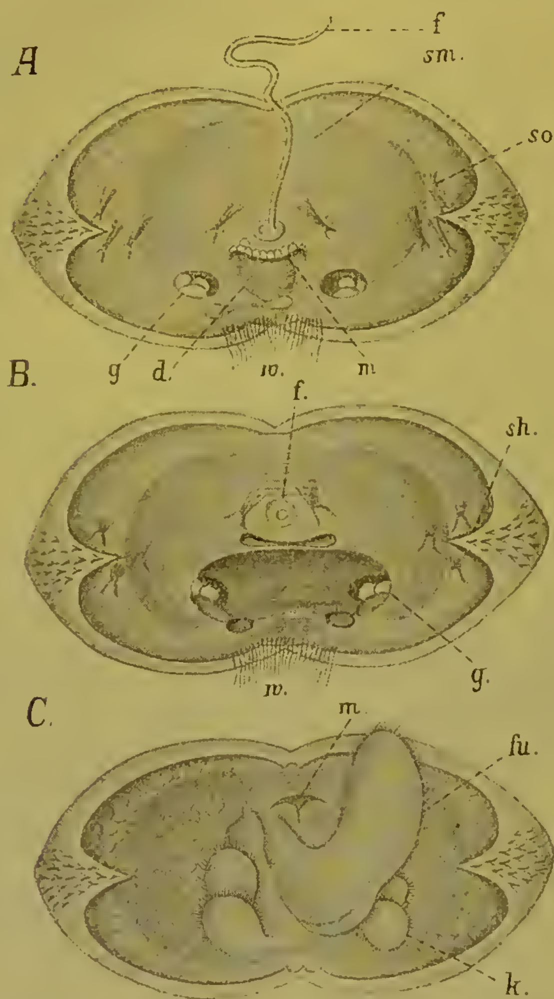


Fig. 566. *A—C* Larven von Anodonta (nach Schierholz).
d Anlage des Darmes, *f* Larvenfaden, *fu* Fuss, *g* seitliche Gruben, *k* Kiemen, *m* Mund, *sh* Schalenhaken, *sm* Schliessmuskel, *so* Sinnesorgane, *w* (anales) Wimperfeld.

Von den inneren Organen soll hier nur der Bildung des Darmkanales gedacht werden, da dieselbe ebenfalls von den äusseren Verhältnissen stark beeinflusst zu sein scheint. Der Urdarm hatte bereits früher die Continuität mit dem Ectoderm aufgegeben und lag demselben nur noch als ein allseitig geschlossenes Entodermsäckchen an. Dieser Zustand bleibt sehr lange erhalten; ein Nahrungsbedürfniss scheint also zunächst nicht vorhanden zu sein oder wird vielleicht auf die früher erwähnte Weise durch die pilzförmigen Wucherungen des Mantels befriedigt. Das wenig umfangreiche Entodermsäckchen wird jetzt in dem hinteren Theil der Larve gefunden, wo es ziemlich dicht dem Ectoderm anliegt. Gegen den hinteren Theil ist auch der mit einer Einstülpung verbundene Wulst gerückt, welcher von den Autoren als Mundschild angesprochen wird (Fig. 566 *A*). Die Mundschild- oder Mittelschildtasche der Autoren ist die Vorderdarmanlage; sie erscheint als querer Spalt (Fig. 566 *m*). Durch die Ausbildung des Fusses wird sie nach vorn gedrängt. Auch das Entodermsäckchen verlängert sich nach vorn hin und verschmilzt mit der ectodermalen Vorderdarmanlage. Am Hinterende, wo das Entodermsäckchen dem Ectoderm anliegt, erfolgt der Durchbruch des Afters, ohne dass eine Ectodermeinstülpung dort statthätte (F. Schmidt, Schierholz). Von dem Bildungs-

modus der übrigen Organe, soweit er Bemerkenswerthes darbietet, soll erst weiter unten gesprochen werden.

Wenn die junge Muschel den Fisch verlässt, führt sie äusserst lebhafte Bewegungen aus. Dies geschieht mit Hilfe ihres Fusses, der sich bis dahin wesentlich vervollkommnet hat. Er ist stark in die Länge gewachsen und hat sich knieförmig gebogen. An der Unterseite trägt er eine Rinne, welche auf die Anlage der Byssusdrüse zurückzuführen ist. Letztere entsteht ähnlich wie bei Cyclas in Form zweier Gruben hinten am Fusswulst. In Folge einer später stattfindenden Einstülpung kommen diese an den Grund einer trichterförmigen Grube zu liegen und letztere setzt sich nachher in jene Längsrinne fort. Aehnliche Bildungsverhältnisse, wie hier von den Unioniden und früher von Cyclas beschrieben wurden, zeigt auch die bleibende Byssusdrüse anderer Lamellibranchier.

6. Die Bildung der Organe.[1]

A. Die Schale.

Die Schale entsteht wie bei den Gastropoden als unpaares Gebilde durch eine Ausscheidung des Epithels der Schalendrüse (Fig. 554, 555, pag. 929 u. 933). Dieses anfängliche cuticulare Häutchen bleibt erhalten und geht über in das Periostracum (die Epicuticula) der ausgebildeten Schale. Die letztere entsteht durch Ausscheidung körniger Kalksubstanz, welche sich zunächst in zwei symmetrisch zu beiden Seiten des Körpers gelegenen Complexen unter dem Schalenhäutchen anhäuft (Fig. 561 *A*, pag. 943) und durch stetig erfolgende Vergrösserung die Schalenklappen liefert. Dieselben wachsen gegen den Rücken hin, wo sie endlich zusammenstossen. In dieser Gegend liefert der zwischen den beiden aufeinander zu wachsenden Schalenklappen gelegene Theil des cuticularen Schalenhäutchens das Ligament der Schale (Ziegler, vgl. pag. 942). Die derart zu Stande gekommene Larvenschale, welche eine sehr einfache Structur zeigt, bleibt erhalten, wie bei Ostrea, den Unioniden und neuerdings auch bei einer Anzahl anderer Muscheln nachgewiesen wurde (Ryder, Jackson, Braun, Schierholz). Sie sitzt als winziger Höcker dem Wirbel der grossen Schalen auf, wenn dieser nicht, wie dies bei den Unioniden oft vorkommt, durch mechanische Eingriffe zerstört wurde.

Die Larvenschale zeigt gewöhnlich eine von der Form der ausgebildeten Schale differente, oft sogar eine weit abweichende Gestalt. Die Schale macht überhaupt während der Entwicklung eine starke Veränderung ihrer Form durch. Das jüngste Stadium der zweiklappigen Schale ist dadurch charakterisirt, dass sie am Rücken, wo später das Schloss zu liegen kommt, durch eine gerade Linie abgeschnitten erscheint. Es ist dies aus der Fig. 567 *A* und noch besser aus den Fig. 554—556 pag. 929 und 934 zu ersehen. Dieses Stadium (Fig. 555 *C*, pag. 933) folgt zunächst auf das unpaare Schalenhäutchen und ist aus diesem dadurch entstanden zu denken, dass sich dasselbe nach den Seiten hin umbog, wodurch am Rücken jene gerade Linie zu Stande kam. Später tritt die gerade Schlosslinie mehr

[1] Von der Bildung der Organe ist hier nur insoweit die Rede, als dieselbe nicht schon früher berücksichtigt werden musste.

zurück, die Schale beginnt sich abzurunden und erscheint mehr gewölbt (Fig. 567 *B* u. 558, pag. 937), schliesslich treten auch die Wirbel hervor (Fig. 567 *C*). Eine derartige Formentwicklung der Schale scheint von vielen Muscheln durchlaufen zu werden, wie sich aus den Abbildungen Lovén's, Jackson's und anderer Autoren entnehmen lässt. Jackson (Nr. 22) beschreibt dieselbe besonders genau von der Auster (Fig. 567 *A—C*), und wir hatten selbst Gelegenheit, sie in sehr übereinstimmender Weise bei Dreissena zu beobachten (No. 27).

Es braucht kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, wie different bei den letztgenannten beiden Muscheln die Form der geschilderten Larvenschale von der ausgebildeten Schale ist, und noch mehr gilt dies z. B. für Pecten und die Aviculiden, welchen ebenfalls eine Larvenschale, ähnlich der in Fig. 567 *C* dargestellten, zukommt. Diese letztere wird überhaupt von einer grossen Anzahl von Muscheln durchlaufen („prodissoconch" von Jackson [1]). Jackson ist daher geneigt, diese Schalenform für eine besonders ursprüngliche zu halten. Mit dieser Ansicht lässt sich vereinigen, dass Nucula, welche in Folge anderer Merkmale als eine ursprüngliche Form angesehen werden darf, und welche bis in das untere Silur reicht, eine Schale aufweist, die jener Larvenschale ziemlich ähnlich gestaltet ist.

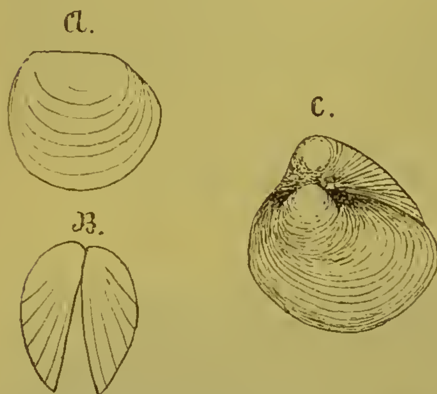


Fig. 567. *A* und *B* Frühe Stadien der Larvenschale von Ostrea edulis, von der Seite und von hinten gesehen, *C* etwas späteres Stadium („prodissoconch") der Larvenschale von Ostrea virginiana, schräg von der Seite (und vom Schlossrand) gesehen. Das betreffende Individuum war schon in der Festsetzung begriffen und mit der linken Schale leicht angeheftet (nach Jackson).

Das Wachsthum der embryonalen bezw. larvalen Schale erfolgt durch Abscheidung neuer Kalkmasse, welche sowohl an die Innenfläche, wie an den Rand der Schale angelagert wird. So kommt die lamellöse und zonäre Structur der Schale zu Stande. In späteren Altersstadien sind es besonders die peripheren Theile des Mantels, an denen die Wachsthumsprocesse vor sich gehen. Ein principieller Unterschied in Bezug auf die Bildungsweise der inneren (Perlmutter-) und äusseren (Prismen-)Schicht der Schale scheint nicht zu bestehen; beide können in einander übergehen. Die prismatische Structur der äusseren Schicht ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die anfangs rundlichen Kalkkörner durch den gegenseitigen Druck polygonale Gestalt annehmen. Eine genauere Kenntniss über Structur und Bildungsweise der Muschelschalen verdanken wir besonders den (an verschiedenen Objecten angestellten) Untersuchungen Tullberg's (No. 56), sowie den späteren Darstellungen von Ehrenbaum und F. Müller (No. 11 und 38).

Das Wachsthum des Periostracum erfolgt ebenfalls am Rande, wo dasselbe in eine feine Cuticula übergeht, welche dem (ectodermalen) Epithel des Mantelrandes aufliegt. Am peripheren Theil, wo die kalkige Schale endet, sind also noch dieselben Verhältnisse gegeben, wie sie in

---

[1]) Gegenüber der ausgebildeten zweiklappigen Schale („dissoconch") bezeichnet Jackson die gewölbte mit erhabenen Wirbeln ausgestattete Jugendform (Fig 567 *C*) als „prodissoconch", weil sie der definitiven Schalenform vorauszugehen pflegt, wie oben gezeigt wurde.

der früheren embryonalen Zeit die ganze Schale darstellt; das Schalenhäutchen bedeckt als Cuticula das Mantelepithel. Ueberhaupt ist die gesammte Schale der Lamellibranchiaten als eine cuticulare Bildung aufzufassen. Sie liegt dem Körperepithel auf.

Wo eine Röhre vorhanden ist, in welcher die Muschel lebt, wie bei den Gastrochaeniden, wird dieselbe auf ähnliche Weise wie die Schale selbst abgeschieden und entsteht dadurch, dass sich der Mantel an seinen freien Rändern um die weit klaffenden Schalenklappen herumschlägt und so die Röhre zu bilden vermag (Sluiter, No. 53). Die Kalkröhre von Gastrochaena soll in ihrer Structur der Schale sehr ähnlich sein.

Zu erwähnen ist noch das Verhältniss der Muskeln zur Schale. Bekanntlich setzen sich die Schliessmuskeln an die Schale an und es ist von Interesse, wie sich dabei das Epithel verhält. Entweder muss dasselbe an den betreffenden Stellen eine Modification erleiden oder ganz zurückgebildet werden. Das letztere Verhalten ist von Ehrenbaum angenommen worden, welcher den Muskelzellen selbst die Fähigkeit der Secretion von Schalensubstanz zuschreibt (!). Die Schliessmuskeln, besonders der hintere, verändern mit dem Wachsthum der Muschel beträchtlich ihre Lage an der Schale. Es wird also an dem Ansatzpunkt der Muskeln eine Schalensubstanz producirt, die sogenannte durchsichtige Substanz, durch deren Vorhandensein an der Innenseite der Schalen der Weg bezeichnet wird, welchen der wandernde Muskel genommen hat. Dass diese Substanz aber von Muskelzellen abgeschieden wird, ist sehr unwahrscheinlich, und man wird daher lieber der älteren Angabe von Tullberg folgen, wonach auch zwischen Muskel und Schale nach Epithelzellen vorhanden sind, denen die Production jener Substanz obliegt.

B. Das Nervensystem.

Die Ganglien nehmen durchgängig als Verdickungen des Ectoderms ihren Ursprung, welche sich sodann durch Abspalten aus der Verbindung mit dem letzteren lösen. Die einzelnen Ganglien entstehen getrennt und verbinden sich erst nachher durch Commissuren.

Vom **Cerebralganglion** wurde schon berichtet, dass es bereits in der Trochophoralarve als Scheitelplatte angelegt ist (Fig. 555, pag. 933, 558, pag. 937). Diese besteht anfangs aus grossen, dichtgedrängten Zellen, welche sodann durch rege Theilung eine mehrschichtige Zellenplatte entstehen lassen. Von dieser hebt sich die oberste Lage ab, die in der Continuität des Körperepithels verbleibt, während die tiefer gelegene Zellenmasse in Form zweier Zellgruppen sich davon ablöst. Dies sind die beiden Hälften des Cerebralganglions, deren verbindende Commissur wohl in ähnlicher Weise durch Ablösung vom Ectoderm zu Stande kommt (so wahrscheinlich bei Cyclas nach Ziegler). Freilich wird für die Cerebralganglien der Unioniden eine getrennte Entstehung und secundäre Vereinigung durch eine Commissur angegeben (F. Schmidt), wie dies ähnlich auch für die Gastropoden beschrieben worden ist (pag. 1061). Bei Anodonta entstehen die beiden Ganglienhälften neben der Mundöffnung, getrennt durch das Stomodaeum; die Commissur zieht im Bogen um letzteres herum.

Die **Pedalganglien** schliessen sich bei Cyclas und den Unioniden nach den ziemlich übereinstimmenden Angaben von Ziegler und F. Schmidt,

mit denen sich wohl auch diejenigen von SCHIERHOLZ vereinigen lassen, in ihrer Bildung der Byssusdrüse an. Kurz vor der Zeit, ehe die schon früher gebildete Einstülpung der paarigen Byssusdrüse vor sich geht (Fig. 559, pag. 940), löst sich an der Stelle, wo sie erfolgen soll, eine Anzahl von Zellen aus dem Verbande des Ectoderms. Dieselben bleiben zunächst unter dem Boden der Einstülpung liegen, trennen sich dann aber von dieser und rücken mehr nach vorn, indem sie sich gleichzeitig einander nähern (Fig. 561 *B*, pag. 943 und Fig. 571, pag. 968).

Bei Teredo entsteht das Pedalganglion (nach HATSCHEK) als Ectodermverdickung schon bevor die Bildung des Fusses beginnt (Fig. 558 *g*, pag. 937). Es nimmt zuerst einen grossen Theil der Bauchfläche ein, doch erscheint sein Umfang mit der Ablösung vom Ectoderm verhältnissmässig verringert. Während es sich ablöst, wird es vom Mesoderm umwachsen. Die Trennung in zwei Theile tritt zwar hier nicht so deutlich hervor, ist aber doch durch eine mediane Scheidelinie ausgedrückt. Hier sind also beide Ganglienhälften vom Anfang an mit einander verbunden. Wenn sich der Fuss an der Ventralseite der Larve erhebt und wächst, bleibt es an seiner Basis liegen.

Die Bildungsweise der **Visceralganglien** harmonirt völlig mit derjenigen der Cerebral- und Pedalganglien. Ihre Bildungsstätte liegt in der Furche zwischen Kieme und Körper, ungefähr am hinteren Ende des Fusses.

Die Cerebrovisceralcommissur nimmt ihren Ursprung dadurch, wie ZIEGLER glaubt, dass sich in der zwischen Kieme und Körper gelegenen Rinne, von dem Visceralganglion aus nach vorn fortschreitend, ein Zellenstrang aus der Verbindung des Ectoderms loslöst, welcher zur Commissur wird.

C. Die Sinnesorgane.

Die Augen. Von den einfach gebauten **Augen des Mantelrandes**, den sog. Invaginationen und den zusammengesetzten Augen, lässt sich mit Sicherheit sagen, dass sie durch eine nicht sehr weit fortschreitende Differenzirung des Mantelepithels entstanden sind.

Die Invaginationen, deren Augennatur überhaupt zweifelhaft ist, stellen sich als grubenförmige Einsenkungen des Epithels dar, in deren Zellen sich Pigment einlagert, während sich die Grube selbst mit einer secretähnlichen Masse (der vermeintlichen Linse) füllt.

Die zusammengesetzten Augen kommen dadurch zu Stande, dass sich das Mantelepithel an den betreffenden Stellen erheblich verdickt. Durch Ausbildung von Krystallkegeln und eines Cornea ähnlichen peripheren Theiles unterscheiden sich die Sinneszellen von den zwischenliegenden, pigmentführenden und Stützzellen. Die Sehzellen werden mit den Fasern eines zu dem Auge tretenden Nerven verbunden (CARRIÈRE, PATTEN, RAWITZ).

Das so entstandene Auge zeigt eine gewisse Aehnlichkeit mit den zusammengesetzten Augen der Anneliden, wie sie in neuerer Zeit durch ANDREWS[1]) beschrieben wurden. Mit den zusammengesetzten Augen der Arthropoden können sie nicht wohl verglichen werden, weil diese einen

1) E. A. ANDREWS: Compound eyes of Annelids. Journal of Morphology Vol. V, 1891.

ungleich complicirteren Bau besitzen. Von Homologien kann selbstverständlich in beiden Fällen nicht die Rede sein.

Die Augen von Pecten. Die in ihrer Morphologie und Physiologie noch nicht völlig aufgeklärten Mantelaugen von Pecten wurden entwicklungsgeschichtlich durch PATTEN untersucht (No. 39), doch führten seine Studien nicht zu völlig befriedigenden Resultaten, so dass wir uns mit einer kurzen Andeutung derselben begnügen müssen.

Im Gegensatz zu den erstgenannten beiden Modificationen der Augen am Mantelrand der Lamellibranchier erweisen sich die Augen von Pecten



Fig. 568. Ein Schnitt durch ein Auge von Pecten (nach PATTEN aus HATSCHEK's Lehrbuch der Zoologie).

1 Cornea, *2* Linse, *3* äusseres Epithel, das an den Seiten pigmentirt ist, *4* Blutsinus in der Umgebung der Linse, *5* Retina, von welcher nach hinten die Stäbchen ausgehen und vor welcher die Ganglienzellenschicht liegt, *6* Pigmentschicht, vor welcher das Tapetum liegt, *7* Sehnerv.

als Organe von hoher Entwicklung (Fig. 568). Um die hauptsächlichen Bestandtheile des Pectenauges anzugeben, so sind dieselben eine Cornea (Pellucida), hinter der eine umfangreiche Linse liegt. Eine bis zur Pellucida hin pigmentirte Augenkapsel umgiebt das Ganze. Hinter der Linse liegt zunächst eine Ganglienzellenschicht, darauf folgt eine Schicht stäbchentragender Zellen (Retina), an welcher vor allem bemerkenswerth ist, dass die Stäbchen vom Licht ab und gegen die hintere Augenwand gerichtet sind. An dieser

letzteren liegt eine Pigmentzellenhaut an und davor das metallisch glänzende Tapetum. Die Innervirung ist eine doppelte und erfolgt durch einen Nerven (Fig. 568, 7), welcher einen Ast an den Grund des Auges und von hier aus direct zu den Sehzellen schickt, während der zweite Ast seitlich in das Auge eintritt, zunächst sich mit der Ganglienzellenschicht verbindet und erst durch deren Vermittelung mit den Sehzellen in Berührung tritt. Bezüglich der noch am Pectenauge zu beachtenden weiteren Complicationen muss auf die speciellen Arbeiten von Carrière, Bütschli, Patten und Rawitz verwiesen werden.

Entwicklungsgeschichtlich wurde von Patten festgestellt, dass die Augen am Mantelrand von Pecten als knötchenförmige Verdickungen des Ectoderms auftreten. Während sich diese Verdickung mehr erhebt und deutlich gegen die Umgebung absetzt, wuchert von ihr aus nach innen ein Ectodermzapfen hinein. Zugleich mit dem durch rege Zellvermehrung hervorgebrachten Wachsthum des ganzen Gebildes grenzt sich die nach innen gerichtete Ectodermmasse von dem äusseren Epithel ab, welcher Vorgang dadurch befördert wird, dass Bindegewebszellen zwischen die innere Ectodermmasse und das äussere Epithel hineinwuchern und zwischen beiden eine continuirliche Lage bilden. Aus dieser, d. h. also aus mesodermalen Elementen, soll nach Patten's Beobachtung die Linse gebildet werden, während jene innere Ectodermmasse die Hauptbestandtheile des Auges liefert. Wie die verschiedenen Lagen: Ganglienzellenschicht, Retina, Argentea, Tapetum u. s. f. daraus hervorgehen, wird zwar angegeben, doch sind diese schwierigen Fragen nicht zu genügender Klarheit gebracht.

Wichtig würde es vor Allem sein, über die Entstehungsweise der Stäbchen, sowie über ihre höchst charakteristische Lagerung Genaueres zu erfahren. Desgleichen bedarf das damit im Zusammenhang stehende Verhältniss der Innervirung einer weiteren Erklärung, welche ebensowohl wie jene von der Entwicklungsgeschichte des Organes erwartet werden darf. Die Lösung dieser Fragen scheint um so wünschenswerther, als das Auge von Pecten vorläufig noch unvermittelt den anderen Molluskenaugen gegenübersteht[1]). Bezüglich seiner morphologischen Auffassung möchten wir uns Bütschli (No. 7) anschliessen, welcher zeigte, wie die Pigmentzellenschicht der hinteren Augenwand in die Retina übergeht und dadurch im Auge eine geschlossene Blase gebildet wird, deren Vorderwand die Retina, deren Hinterwand jene Pigmenthaut bildet. Diese Blase ist durch Einstülpung und Abschnürung des Ectoderms entstanden zu denken, womit sich auch Patten's Beobachtung einer soliden Einwucherung vereinigen lässt. Auch die von Patten beschriebene Entstehung der Linse ausserhalb der Augenblase spricht für ein derartiges Verhalten, wenn wir auch nicht an einen mesodermalen Ursprung der Linse, sondern eher an einen zweiten Einstülpungsprocess wie beim Auge der Cephalopoden denken möchten. Die Entstehung der Linse ausserhalb der Augenblase ermöglicht es, dass deren vordere Wand zur Retina umgewandelt werden kann, was nicht möglich ist, wenn die Linse aus dieser Vorderwand selbst entsteht, wie es bei den Gastropoden und theilweise auch bei den Cephalopoden der Fall ist. Hieraus erklärt sich dann die Stellung der Stäbchen (Bütschli). Da dieselben

[1]) Aehnlich gebaute Augen wie Pecten besitzt Spondylus. Auch die auf den Rückenpapillen von Onchidium befindlichen Augen zeigen ähnliche Verhältnisse, indem auch bei ihnen die Stäbchen vom Licht abgewendet sind. Man hat hier also Gebilde von ähnlicher, complicirter Beschaffenheit vor sich, die auf ganz verschiedenem Wege entstanden sein müssen.

immer am freien Ende der Zellen entstehen, so werden sie nach vorn gerichtet sein, wenn die Hinterwand der Augenblase zur Retina umgewandelt wird (Gastropoden, Cephalopoden), nach hinten dagegen, wenn die Retina aus der Vorderwand der Blase hervorgeht. Letzteres dürfte ursprünglich bei Pecten der Fall gewesen sein.

Die **Otolithenblasen** entstehen bei Teredo und Anodonta in der Nähe der Pedalganglien als Einstülpungen des Ectoderms, welche sich sodann von diesem abschnüren und mit Otolith und Sinneshaaren versehen (Fig. 558 *ot*, pag. 937). Bei Cyclas liegen die Otolithenbläschen zu beiden Seiten des Embryos hinter dem lateralen Ende des Flimmerfeldes.

Die Spengel'schen Geruchsorgane und die abdominalen Sinnesorgane (Thiele) verrathen durch ihren ganzen Bau, dass sie durch blosse Differenzirung des Körperepithels entstanden sind.

D. Der Darmkanal.

Die Bildung des Darmkanales zeigt bei den einzelnen Formen dadurch gewisse Verschiedenheiten, dass sie durch deren Anpassung an die Lebensverhältnisse stark beeinflusst wird. So soll bei der Auster der Urdarm direct in den definitiven Darm übergehen, indem der Blastoporus offen bleibt, während bei Teredo und ebenso bei Cyclas und den Unioniden der Blastoporus zum Schluss kommt und ein echtes Stomodaeum gebildet wird. Dieses Verhalten und seine Beziehung zu den übrigen Entwicklungsvorgängen wurde bereits in den vorhergehenden Abschnitten besprochen (pag. 932). Aus der Ectodermeinstülpung geht der Oesophagus hervor; Magen und Leber sind entodermaler Natur. Der After scheint in der Mehrzahl der beobachteten Fälle durch directe Verschmelzung des Entoderms mit dem Ectoderm gebildet zu werden, so dass der hintere Theil des Darmes entodermaler Natur wäre; bei Teredo jedoch ist nach Hatschek's Beobachtung eine Enddarmeinstülpung vorhanden, und auch Voeltzkow beschreibt eine solche bei Entovalva (No. 57).

Die weitere Ausbildung des Darmes besteht in einem Längenwachsthum desselben, vermöge deren er sich in Windungen legt. Durch eine ringförmige Einschnürung setzt sich der Magen vom Darm ab. An ersterem entsteht schon im Trochophorastadium jederzeit eine taschenförmige Ausstülpung, die Anlage der Leber (Fig. 556, pag. 934), in welche jedenfalls die dotterreichen Reste der Makromeren übergehen (Fig. 558, pag. 937). An den beiden anfangs kugelförmigen Lebersäcken macht sich in der Larve eine eigenthümliche Erscheinung geltend, insofern sie rhytmische Bewegungen ausführen, die wohl auf die Wirkung von Mesodermzellen zurückzuführen sind, welche sich bereits der Entodermwand anlegten (Lovén, Ziegler). Die anfangs weiten Einmündungen der Leber in den Darm verengern sich später zu den Ausführungsgängen; Ausbuchtungen, welche an den Lebersäcken entstehen, markiren die einzelnen Lappen und Läppchen (Fig. 571 *l*, pag. 968).

Am Vorderdarm beschreibt Lovén bei Cardium eine kleine Ausstülpung der ventralen Wand, durch welche man unwillkürlich an die Zungen-

tasche der übrigen Mollusken erinnert wird, die den Muscheln bekanntlich fehlt. Man könnte dabei auch an den Krystallstiel der Muscheln denken, wenn dieser nicht eine entodermale Bildung darstellte. Die Tasche, welche den Krystallstiel enthält, gilt als eine Ausstülpung der Magenwand. Ihre Function ist überdies eine völlig andere als die der Gastropodenzunge, indem sie nach der neuesten Annahme ein Sekret ausscheidet (den Krystallstiel), welches zur Umhüllung fester Nahrungskörper und dadurch zum Schutz der Darmwand dient (Th. Barrois). Entwicklungsgeschichtliche Angaben über die Bildung der Krystallstieltasche sind uns nicht bekannt geworden.

Die Muskel- und Bindegewebsschicht, welche die Aussenwand des Darmes bildet, wird jedenfalls von den in der primären Leibeshöhle vertheilten Mesodermzellen geliefert, welche sich dem Ento- resp. Ectoderm anlegten.

E. Die Kiemen.

Die Bildung der Kiemen verläuft bei denjenigen Formen, von denen sie bisher bekannt geworden ist, auf zweierlei verschiedene Weise, und zwar lassen sich die beiden Bildungsarten in Bezug auf ihre ersten Stadien nicht recht vereinigen. Der eine Modus, welchen wir bereits bei Teredo und Cyclas kennen lernten (pag. 941 und 943), besteht darin, dass zwischen dem Fuss und der Mantelfalte eine der letzteren ganz ähnliche Falte auftritt, deren Bildung von hinten nach vorn fortschreitet. Indem die äussere und die innere Lamelle dieser Falten furchenförmige Einsenkungen bilden, welche vertial zur Längsaxe der Falten gerichtet sind und sich über deren ganze Breite erstrecken, kommen durch Verschmelzung dieser beiderseitigen Einsenkungen und Durchbrechung der Lamellen an dieser Stelle Spalten zu Stande, welche vom freien Rande der Falten gegen deren Basis einschneiden (Fig. 571, pag. 968). Die Kieme besteht jetzt aus einer Reihe hinter einander gelegener Lappen, deren Grösse von vorn nach hinten abnimmt.

Der andere Modus der Kiemenbildung, welcher bei Mytilus, Dreissena, Ostrea (und ähnlich bei den Unioniden) beobachtet wurde[1]), besteht darin, dass in der Tiefe der Mantelhöhle, bezw. zwischen Mantel und Fuss, wenn der letztere schon gebildet ist, jederseits eine Papille auftritt, an welche sich dann nach hinten weitere anschliessen (Fig. 566 *C*). So kommt von vorn nach hinten fortschreitend eine ganze Reihe von Papillen zu Stande. Diese Papillen geben, indem sie sich mit einander vereinigen, zur Bildung des inneren Kiemenblattes Veranlassung, während das äussere Blatt durch eine ähnliche, aber etwas später entstehende Reihe von Papillen geliefert wird.

---

[1]) Auch die Beobachtungen Lovén's an Montacuta und anderen Formen dürften derartig zu deuten sein. Jedenfalls entstehen auch die fadenförmig bleibenden Kiemen von Pecten als Papillen (Jackson), desgleichen giebt Ray Lankester von Pisidium an, dass die Kiemen dieser Muschel in Form von Papillen angelegt würden; freilich erscheinen diese zuerst nur als leichte Ausbuchtungen einer Art von Leiste, wie die Abbildungen erkennen lassen. In Folge dessen ist man geneigt, an das Verhalten der nahe verwandten Cyclas zu denken, bei welcher ebenfalls papillenähnliche Gebilde durch Spaltung eines Blattes als Anlagen der Kiemen gefunden werden. Immerhin ist es leicht möglich, dass die Kiemenbildung bei Pisidium den ursprünglichen Verhältnissen noch etwas näher steht.

Die weitere Ausbildung der Kiemen ist von LACAZE-DUTHIERS an einer solchen Form studirt worden, bei welcher sich dieselbe in Gestalt von Papillen anlegt, nämlich an Mytilus edulis (No. 28). Neuerdings hat auch JACKSON die Kiemenbildung bei Ostrea untersucht und ist im Ganzen zu denselben Resultaten gekommen wie LACAZE-DUTHIERS (No. 22).

Die Bildung des inneren Kiemenblattes aus den getrennten Papillen verläuft so, dass sich zunächst die Anzahl derselben vermehrt, indem hinten immer neue hervorsprossen. Die Papillen erscheinen an ihrem freien Ende knopfförmig verdickt (Fig. 569 *A*). Eine fortschreitende Verbreiterung dieses Endes führt dann zur Vereinigung der Papillen, so dass man jetzt die Papillenreihe als eine mit parallelen Spalten versehene Membran auffassen kann, welche die Anlage des inneren Kiemenblattes repräsentirt. Nun besteht aber bei den meisten Muscheln jedes Kiemenblatt aus zwei Lamellen. Diese zweite Lamelle kommt dadurch

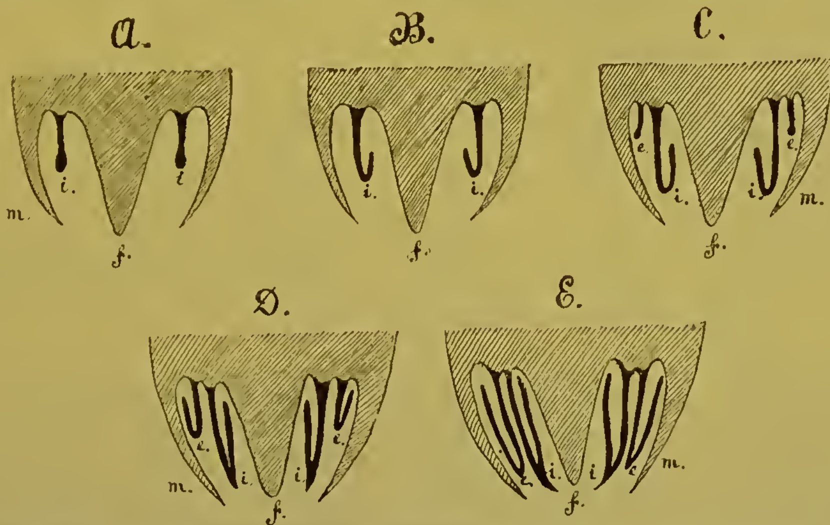


Fig. 569. *A—E* Schematische Darstellung der Kiemenentwicklung bei einem mit zwei Kiemenblättern jederseits versehenen Lamellibranchiaten. *i* inneres, *e* äusseres Kiemenblatt, *f* Fuss, *m* Mantel.

zu Stande, dass der freie Rand der durch Verwachsung der Papillen gebildeten Lamelle sich nach innen umschlägt (Fig. 569 *B*) und parallel mit der (nun äusseren) Lamelle gegen ihre Basis vorwächst. Die so gebildete innere Lamelle des inneren Kiemenblattes stellt anfangs eine undurchbrochene Membran dar; die Spalten treten erst in ihr auf, wenn sie etwas grössere Ausdehnung erlangt hat.

Das äussere Kiemenblatt legt sich an der Basis und an der hinteren Hälfte des inneren an, wenn dieses ungefähr aus zwanzig Papillen zusammengesetzt wird und seine innere Lamelle zum Theil schon gebildet ist (Fig. 569 *C*). Im ganzen verläuft die Bildung des äusseren Blattes in entsprechender Weise, nur sollen hier sowohl nach vorn, wie nach hinten neue Papillen entstehen, und das Blatt schlägt sich behufs Bildung der zweiten Lamelle nicht nach innen, sondern nach aussen um (Fig. 569 *D*). Die Verwachsung des freien Randes der inneren Lamelle, des inneren Blattes und der äusseren Lamelle, des äusseren Blattes mit der Körperhaut geht in später Zeit vor sich und erreicht bekanntlich bei den verschiedenen Muscheln sehr verschiedene Ausdehnung.

Bei Mytilus wie bei verschiedenen anderen Lamellibranchiaten (z. B. Pecten, Arca bestehen die Kiemen aus einzelnen, allerdings ganz

ähnlich den Kiemenblättern anderer Muscheln angeordneten Fäden. Dieselben biegen sich (bei der inneren Kieme) nach innen oder (bei der äusseren Kieme) nach aussen um (Fig. 569 *E*). Die Kieme zeigt auch hier im Querschnitt die Form eines W, wie dies bei den Kiemenblättern desgleichen der Fall ist. Das freie Ende der Fäden erscheint durch eine continuierliche Querbrücke verbunden. Diese letztere ist als die weiter vorgerückte Querbrücke aufzufassen, welche bei der Kiemenentwicklung die freien Enden der Papillen verbindet. Die Papillen selbst entsprechen den Fäden der ausgebildeten Kieme. Da auch bei Mytilus die durch Umbiegung entstehende Parthie der Kiemen anfangs eine Lamelle darstellt (vgl. die obige Schilderung der Kiemenentwicklung) und die Spalten erst secundär darin auftreten, so durchläuft die Mytilus-Kieme in den späteren Stadien einen ähnlichen Zustand, wie er bei den blattförmig sich anlegenden Kiemen anderer Muscheln (Cyclas, Teredo) in einer mehr extremen Form vorhanden ist. Es ist daher mit Schwierigkeit verbunden, den späteren fädigen Zustand der Kieme als einen ganz ursprünglichen aufzufassen, wie dies vielfach geschieht, umsomehr als die aus einzelnen Fäden bestehenden Kiemen von Mytilus, Pecten etc. in ihrer Totalität das Bild eines Kiemenblattes mit der absteigenden und aufsteigenden umgebogenen (reflectirten) Lamelle gewähren und die Fäden überdies durch feine Verbindungsbrücken zusammengehalten werden. Wo es sich demnach um derartig gestaltete Kiemen handelt, welche aus einzelnen auf sich selbst zurückgebogenen Fäden gebildet werden, liegt die Vermuthung nahe, diese Fäden möchten durch eine an den Kiemenblättern sich secundär vollziehende Sonderung der verticalen Leisten zu Stande gekommen sein (vgl. auch pag. 966).

Es scheint, dass die Papillen den Leisten der ausgebildeten Kieme und die Spalten den Lückenräumen zwischen denselben entsprechen. Dann müsste der Zuwachs an Leisten von den Enden der Kiemen aus vor sich gehen. — Die definitive Kieme der Lamellibranchiaten ist zumeist weit complicirter gebaut, als dem Bildungszustand entspricht, bis zu welchem wir sie verfolgten. Sowohl zwischen den Leisten jeder Lamelle, wie auch zwischen denen der beiden Lamellen eines Kiemenblattes entstehen verbindende Zellstränge, so dass die Blätter durch Längsbrücken und durch quere Septen gefestigt werden. Einwuchernde Mesodermzellen liefern wohl das Bindegewebe, die Blutgefässe und die Skeletstäbe, welche die complicirter gebauten Kiemen stützen, wie sie der grösseren Zahl der Muscheln zukommen.

In den Fällen, in welchen wie bei Cyclas die Anlage der Kieme blattförmig ist und erst durch Einschnitte in hinter einander liegende Lappen zerfällt, ist wohl anzunehmen, dass diese sich später wie die Papillen zur Bildung des Kiemenblattes vereinigen.

Vergleicht man die Entstehungsweise der Kieme, wie sie einerseits bei Teredo und Cyclas und andererseits bei Mytilus etc. auftritt, so könnte man anfangs geneigt sein, den ersteren Modus für den ursprünglicheren zu halten, indem die Blattbildung der Papillenbildung vorausgeht. Die Kieme legt sich als Blatt an und zerfällt erst nachträglich durch Einschnitte in einzelne Lappen, welche so angeordnet sind, wie im anderen Falle die Papillen. Diese Auffassung, welche sich aus der Entwicklungsgeschichte einiger weniger und noch dazu abgeleiteten Formen wie Teredo und Cyclas ergiebt, ist aber keineswegs mit den morphologischen Verhältnissen der ausgebildeten Kiemen bei den verschiedenen Lamellibranchiaten zu vereinigen. Dieselben weisen vielmehr darauf hin, dass die Entstehung der Kiemen in Form von Papillen

den ursprünglichen Zustand darstellt. Dies entspricht auch durchaus dem Verhalten der übrigen Mollusken.

Leider ist über die Bildungsweise der Kiemen noch sehr wenig bekannt, wenn wir uns aber an die, wie es scheint, ziemlich genau studirte Entwicklung derselben bei Mytilus und Ostrea halten, so finden wir die einzelnen ontogenetischen Stadien auch in der Gestaltung der Kieme bei den ausgebildeten Lamellibranchiern vertreten. Bei Dimya besteht nach Dall die Kieme jederseits aus nur einer Reihe von Kiemenfäden (Fig. 570 *B*) und bei Amusium Dalli (wie es scheint, auch bei Arca ectocomata) sind jederseits zwei solcher Reihen vorhanden (Fig. 570 *C*)[1]. Die Kiemenfäden sind nicht mit einander verbunden und repräsentiren also das ontogenetische Stadium von einer oder zwei Papillenreihen. Die Fortentwicklung der Kiemen kann man sich so vorstellen, dass die freien Enden der Kiemenfäden sich mit einander verbinden, etwa so, wie dies in der Ontogenie von Mytilus

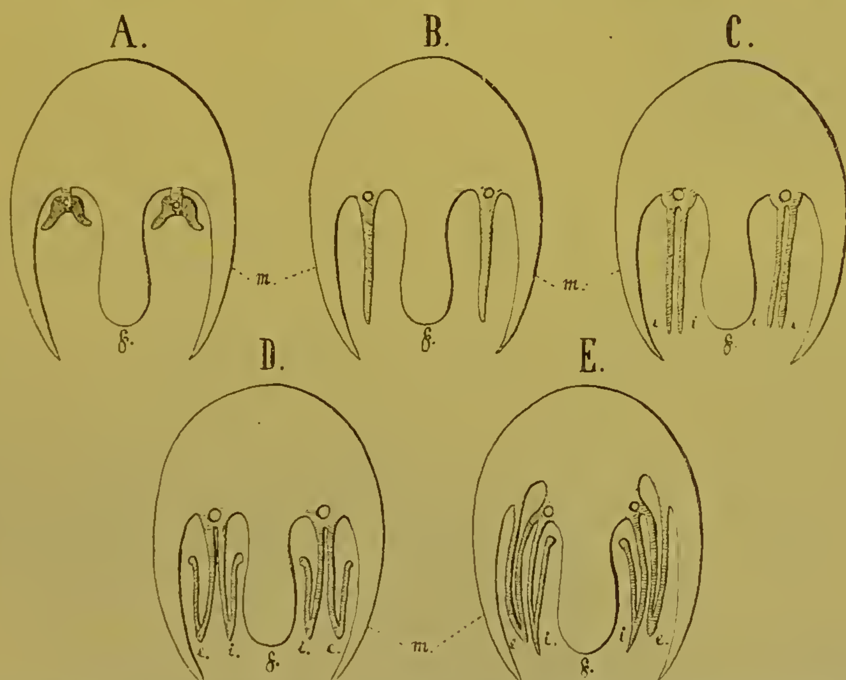


Fig. 570. *A—E* Schema zur Veranschaulichung der Kiemenstellung bei den Lamellibranchiern. *A* Yoldia, *B* Dimya, *C* Amusium dalli, *D* Arca noac, *E* Anodonta.

f Fuss, *m* Mantel, *i* inneres, *e* äusseres Kiemenblatt.

der Fall ist (vgl. pag. 963). Auf diese Weise entstand aus der Reihe von Kiemenfäden das Kiemenblatt. Das Kiemenblatt bog sich sodann, als ein Bedürfniss nach Oberflächenvergrösserung desselben vorhanden, ein weiteres Auswachsen in gerader Richtung jedoch wegen Platzmangels in der Schale nicht möglich war, auf sich selbst zurück (Fig. 569 *B—E*). Dadurch kam die aufsteigende (umgebogene) Lamelle der Kiemenblätter zu Stande. Diese konnte schliesslich wieder mit dem Körper verschmelzen, wie dies z. B. bei

[1]) Wir stützen uns hierbei auf die von Pelseneer, Dall und Mitsukuri gegebenen Darstellungen von den morphologischen Verhältnissen der Lamellibranchierkiemen. Inwieweit es sich dabei um ursprüngliche Zustände oder etwaige Rückbildungserscheinungen handelt, denn auch solche kommen augenscheinlich vor und haben eine Reduction der Kiemenblätter zur Folge, kann hier nicht entschieden werden.

der aufsteigenden Lamelle des äusseren Kiemenblattes der Unioniden der Fall ist (Fig. 570 *E*).

Man hat verschiedentlich die Kiemenform, welche aus einzelnen Fäden besteht, die auf sich selbst zurückgebogen sind und dadurch schon die beiden Lamellen des späteren Kiemenblattes andeuten (Fig. 570 *D*) für eine recht ursprüngliche gehalten und sie an die Kiemen mit zwei geraden Fädenreihen angeschlossen. Solche Kiemen besitzen z. B. Trigonia (nach Pelseneer) und Arca noae, welche man für eine sehr alte Form halten darf. Durch Vereinigung dieser umgebogenen Fäden dachte man sich das nunmehr aus zwei Lamellen bestehende Kiemenblatt entstanden. Uns scheint das Umbiegen der einzelnen Fäden und deren regelmässige, beinahe blattförmige Anordnung, wie man sie an den Kiemen von Pecten, Mytilus und selbst noch bei Arca beobachten kann, recht schwer erklärbar. Wenn isolirte Fäden behufs Vergrösserung ihrer Oberfläche in die Länge wachsen, so ist es nicht wahrscheinlich, dass sie eine so regelmässige Anordnung erhalten, selbst wenn man ihre Aufstellung in einer Reihe, den beschränkten Innenraum der Muschelschale und die Circulationsverhältnisse des Wassers in Betracht zieht. Wir halten es daher nicht für unberechtigt, für diejenigen Muschelkiemen, welche bei fädigem Bau eine so regelmässige blattförmige Gestaltung zeigen, an einen secundären Zerfall einer aus zwei Lamellen bestehenden Kieme zu denken, worauf schon oben (pag. 964) hingedeutet wurde. Freilich vermag erst eine umfassende Untersuchung nicht nur der Kiemen selbst, sondern auch des ganzen Baues der als Uebergangsformen anzusehenden Muscheln eine genügende Aufklärung dieser schwierigen Verhältnisse zu geben.

Wenn es sich darum handelt, die ursprünglichste Form der Lamellibranchiatenkieme festzustellen, so möchte man dieselbe für eine Leiste mit zwei Reihen von Kiemenfäden halten. An Stelle der Fäden dürften ursprünglich Blättchen vorhanden gewesen sein, welche sich mit ihrer Fläche vertical zu der Leiste stellen, wie dies bleibend bei den Kiemen von Nucula und Yoldia der Fall ist (Fig. 570 *A*, Mitsukuri). In Uebereinstimmung mit der Gestaltung der Kiemen bei den Gastropoden könnte man dieses letztere Verhalten für das ursprüngliche ansehen. Es unterscheidet sich übrigens nicht wesentlich von dem der Papillen, indem die Blättchen durchaus den noch nicht umgebogenen Papillen entsprechen.

Durch Streckung und Verschmälerung der Blättchen entstanden die Fäden. Eine derartige ursprüngliche Kieme, wie sie z. B. Nucula besitzt, ist ohne Weiteres der zweireihigen Kieme der niedersten Gastropoden an die Seite zu stellen. Diese letztere Auffassung der Lamellibranchiatenkieme, welche grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, wurde bereits vor Jahren von Leuckart vertreten (No. 30) und verschaffte sich in letzter Zeit mit Recht allgemeinere Geltung (Pelseneer No. 40 und 41, Ménégaux No. 35). Freilich scheint mit ihr die entwicklungsgeschichtliche Thatsache wenig zu harmoniren, dass zuerst die eine (innere) und weit später erst die andere (äussere) Reihe von Papillen entsteht. Man möchte bei der Zurückführung der Kieme auf jene ursprüngliche Form erwarten, dass beide Papillenreihen ungefähr gleichzeitig ihre Entstehung nehmen.

Was nun zuletzt die Entstehung der Kiemen in Form eines Blattes betrifft (Teredo, Cyclas), so würde man dieses nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse noch am ehesten jener Leiste vergleichen können, welche die Kiemenfäden (Papillen) aus sich hervorgehen lässt. Man müsste dazu freilich noch die Bildungsweise des bei jenen Formen vorhandenen zweiten Kiemenblattes genauer kennen. Eine zu hohe Bedeutung darf man dem Modus der

Kiemenbildung von Teredo und Cyclas deshalb nicht zuschreiben, weil man in ihnen, wie schon erwähnt, abgeleitete und hoch differenzirte Formen des Lamellibranchiatentypus vor sich hat, und weil bei dem nahe verwandten Pisidium die blattförmige Anlage der Kiemen viel weniger deutlich hervorzutreten scheint (nach Ray Lankester's Angaben wenigstens). Eine Klärung dieser nicht recht mit einander zu vereinigenden Verhältnisse der Kiemenbildung wäre sehr wünschenswerth. Bisher scheint Vieles darauf hinzuweisen, dass in der Entwicklung der Kiemen bei den Lamellibranchiern stark abgeänderte Zustände eingetreten sind, welche Schlüsse auf die ursprüngliche Beschaffenheit derselben sehr erschweren.

F. Die Leibeshöhle, das Blutgefässsystem und die Niere.

Leibeshöhle, Blutgefässsystem und Niere stehen bezüglich ihrer Bildung in so engem Zusammenhang, dass sie am besten mit einander abgehandelt werden. Untersuchungen über diese Punkte sind an den Unioniden und Cyclas angestellt worden, doch sind für uns nur die an der letzteren Form gewonnenen Resultate verwendbar. Sie rühren zum Theil bereits von Leydig, Stepanoff, Ganin, v. Jehring her, sind aber in neuerer Zeit von Ziegler weiter ausgeführt und in eingehender Weise dargestellt worden. Freilich ist auch dadurch die Geschichte der mesodermalen Gebilde für Cyclas und die Lamellibranchier noch nicht erledigt, wie aus dem Folgenden zu ersehen ist.

Die erste Anlage der genannten mesodermalen Gebilde fällt in die Zeit, wenn der Embryo infolge starken Auswachsens des Fusses und Bildung der Mantelfalte das Trochophora-Stadium überschreitet, ein Stadium also, welches zwischen die Fig. 559 und Fig. 561 *A* fallen würde.

In der Trochophora liegt beiderseits vom Darm eine compacte Masse von Mesodermzellen (Fig. 559 *mes*), welche Ziegler als Mesodermstreifen anspricht. Darin bildet sich am Vorderende ein Hohlraum, der bald durch regelmässige epithelartige Anordnung der Zellen die Form eines Bläschens annimmt. Dies ist die Anlage des Pericardiums. Auf jeder Seite ist ein solches Pericardialbläschen vorhanden.

Die Entstehung der beiden Pericardialbläschen aus der bilateralen Mesodermanlage zeigt so grosse Uebereinstimmung mit der Bildung der Ursegmente bei den Anneliden und Arthropoden, dass man die Pericardialbläschen für Cölomsäcke und ihre Höhlung für die secundäre Leibeshöhle halten muss. Das Cölom erreicht hier freilich in der Folge nur sehr geringen Umfang und die definitive Leibeshöhle, welche die Organe beherbergt, entsteht ausserhalb derselben als Pseudocöl. Für die Auffassung der Pericardialsäcke als Cölom spricht vor Allem, dass auch die Niere zu ihrer Höhlung dieselben Beziehungen zeigt (Fig. 572) wie die Nephriden der Anneliden zur Segmenthöhle (secundären Leibeshöhle). Dieses Verhalten kommt schon sehr bald im Embryo von Cyclas zum Ausdruck.

Die Niere (Bojanus'sches Organ). Hinter dem Pericardialbläschen gruppiren sich die Mesodermzellen bald in Form eines Schlauches, dessen Lumen mit der Höhlung des Pericardialbläschens communicirt. Dieser Schlauch, der erst nach oben verläuft, um dann wieder nach unten umzubiegen, ist die Anlage des Bojanus'schen Organes (Fig.

561 *A*, *n*, pag. 943). Sein oberes Ende, welches in das Pericardialbläschen mündet (Fig. 561, 572), ist mit Flimmerhaaren ausgekleidet. Die hierdursch gegebene Uebereinstimmung der Bojanus'schen Organe mit einem Paar Nephridien wird später noch erhöht, wenn das untere Ende des Kanales mit dem Ectoderm verschmilzt und so die Mündung nach aussen hergestellt ist (Fig. 571, *n*„).

Aus der Darstellung von Ziegler geht nicht sicher hervor, ob die Bildung des Ausführungsganges direct durch Verschmelzung des unteren Endes der Nierenanlage mit dem Ectoderm erfolgt, oder ob sich eine Einstülpung des Ectoderms daran betheiligt. Im Ganzen sprechen Ziegler's Befunde mehr für das erste Verhalten, welches auch mit der Bildungsweise der Nephridien bei den Anneliden zusammenstimmt, wie sie von Bergh dargestellt wird. [1]) Da aber bei den Gastropoden, wie später gezeigt werden soll und wohl auch bei manchen Anneliden (pag. 197) eine recht umfangreiche Ectoderm-

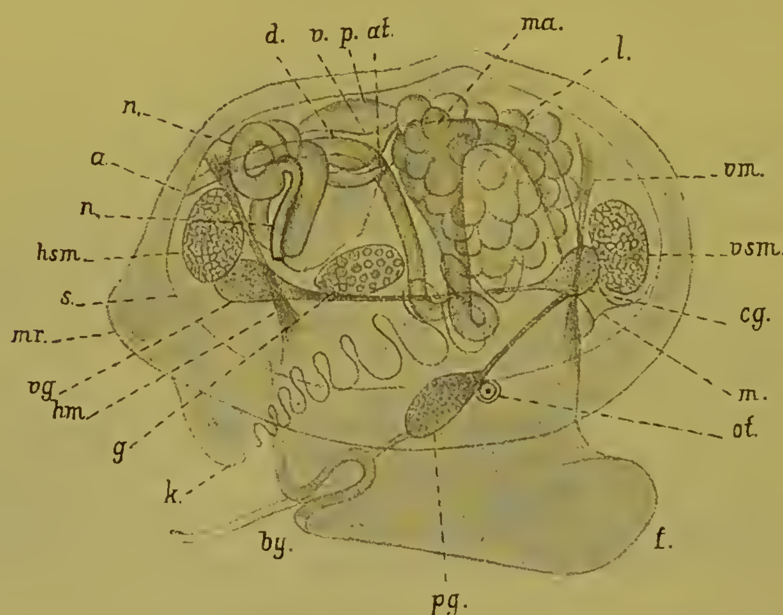


Fig. 571. Embryo von Cyclas cornea (nach Figuren von E. Ziegler combinirt).

a After, *at* Atrium des Herzens, *by* Byssusfaden und -drüse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fuss, *g* Genitalanlage, *hm* hinterer Rückziehmuskel des Fusses, *hsm* hinterer Schliessmuskel, *k* Kieme, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *mr* Mantelrand, *n*, und *n*„ Niere, *ot* Otolithenbläschen, *p* Pericardium, *pg* Pedalganglion, *s* Schale, *v* Ventrikel des Herzens, *vg* Visceralganglion, *vm* vorderer Rückziehmuskel des Fusses, *vsm* vorderer Schliessmuskel.

einstülpung an der Bildung der Nephridien Theil nimmt, so muss diese Frage hier zunächst unentschieden bleiben.

Die Angaben, welche über die Entstehung der Nieren als blosse Einstülpungen des Ectoderms gemacht wurden (Ray Lankester, Ganin), sind als überwunden zu betrachten, zumal die morphologische Uebereinstimmung der Organe mit den Nephridien der Anneliden auf eine entsprechende Bildungsweise hin-

[1]) R. S. Bergh: Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. Bd. 1890.

deutet. Freilich sollte man eine noch nähere Beziehung der sich bildenden Nephridien zu den Cölomsäcken erwarten. Wir werden eine solche von den Gastropoden kennen lernen.

Die weitere Ausbildung der Niere erfolgt zunächst in der Weise, dass sich der Schlauch in mehrere Windungen legt (Fig. 561 *A*, pag. 943 und 571). Es lassen sich dann an ihm drei Abschnitte unterscheiden: ein kurzer flimmernder, ein langer drüsiger und ein ausführender Abschnitt. Der letztere, welcher beim Embryo keine Flimmerung zeigt, erhält eine solche, wenn später der Ausführungsgang der Genitalorgane in sein Ende einmündet und dieses damit die Leitung der Geschlechtszellen übernimmt.

Die drei Abschnitte der embryonalen Nieren sind dieselben, welche sich auch beim ausgebildeten Organ unterscheiden lassen, nur findet noch eine weitere Modification insofern statt, als der mittlere Abschnitt sich in mehrere Windungen legt. Er entspricht dem Nierensack sowie der Nierenschleife bei den Unioniden und stellt den eigentlichen secernirenden Theil der Niere dar. Bei anderen Muscheln, so bei den Unioniden, zeigt sich der mittlere Abschnitt nicht so stark gewunden, wie bei Cyclas, sondern die Oberflächenvergrösserung des secernirenden Theiles wird hauptsächlich durch Faltenbildung im Innern bewerkstelligt. Bei den ursprünglichen Formen (Nucula, Solenomya) bewahrt die Niere die Form eines nur wenig gewundenen Schlauches ohne bedeutende Oberflächenvergrösserung der Innenwand.

Wenn sich der Körper mehr in die Länge streckt, wie es bei den Unioniden der Fall ist, dann nimmt mit der Längsstreckung der Kiemen auch das Bojanus'sche Organ eine etwas andere Lage an. Seine ursprüngliche Lage zwischen dem Pericardium und dem hinteren Schliessmuskel, welche man bei den Embryonen von Cyclas beobachtet (Fig. 571) und welche es bei den gedrungeneren Formen, so z. B. bei Pecten und Cardium, im ausgebildeten Zustande beibehält, wird insofern modificirt, als es sich unter dem Herzbeutel bis ziemlich zum Vorderende des Ventrikels ausdehnt. Seine Oeffnung in den Herzbeutel liegt dann in dieser Gegend. Von hier verläuft der Nierenschlauch bis zum hinteren Schliessmuskel; dort biegt das Organ noch oben um in die Nierenschleife, welche aus drei hintereinander liegenden Kammern gebildet wird (Rankin). Diese sowohl wie der Nierenschlauch sind reich mit weit vorspringenden Falten der Wandung versehen. Von der letzten Kammer der Nierenschleife aus verläuft der Nierengang parallel mit dem Nierenschlauch und über demselben wieder nach vorn. Gegen das Vorderende hin findet eine Vereinigung der beiderseitigen Nierengänge statt. Kurz vor dem blinden vorderen Ende jedes Nierenganges leitet ein kurzer Ureter nach aussen. Die äussere Mündung liegt an der Basis der inneren Kieme.

Von der Ontogenie der Unionidenniere ist nur so viel bekannt, dass sie ebenfalls in Form zweier Schläuche aus dem Mesodermgewebe an der Basis der Kiemenanlage entsteht (F. Schmidt). Diese Schläuche legen sich wie bei Cyclas in mehrere Windungen und dehnen sich wohl später in der vom ausgebildeten Thier beschriebenen Weise unterhalb des Pericardiums aus. In der Nähe der Nierenanlage, ebenfalls an der Basis der Kieme, entsteht auch das Pericardium durch Aushöhlung der Mesodermmasse und tritt wohl also auch hier schon frühzeitig mit der Niere in Verbindung.

Die Bildung des Herzens. Bei Verfolgung der Ausbildung des Bojanus'schen Organes liessen wir die Pericardialbläschen vorläufig ausser

Betracht, obwohl auch ihre Gestaltung wesentliche Modificationen durchgemacht hat. Nachdem sich die Bläschen ein wenig in die Länge gestreckt haben, erfahren sie eine theilweise Einschnürung dadurch, dass sich die nach aussen gerichtete Wand gegen die innere einstülpt (Fig. 572 *A*, *p*). Dies bringt zunächst den Eindruck hervor, als ob jedes Bläschen in zwei zerlegt würde, doch ist dies nicht der Fall, da die Einstülpung nicht über die ganze Breite des Bläschens reicht. In der hinteren Wand der unteren Abtheilung erkennt man die Einmündung der Niere (Fig. 572 *A*, *n*). Sodann wachsen die Pericardialbläschen über dem Darm, zu dessen beiden Seiten sie vorher lagen, median zusammen, und in ganz derselben Weise erfolgt ihre Vereinigung auch unterhalb, d. h. ventral vom Darm (Fig. 572 *A—C*). Die mesodermale Bekleidung des letzteren war jedenfalls schon vorher durch die in der primären Leibeshöhle vertheilten Mesodermzellen geliefert worden.

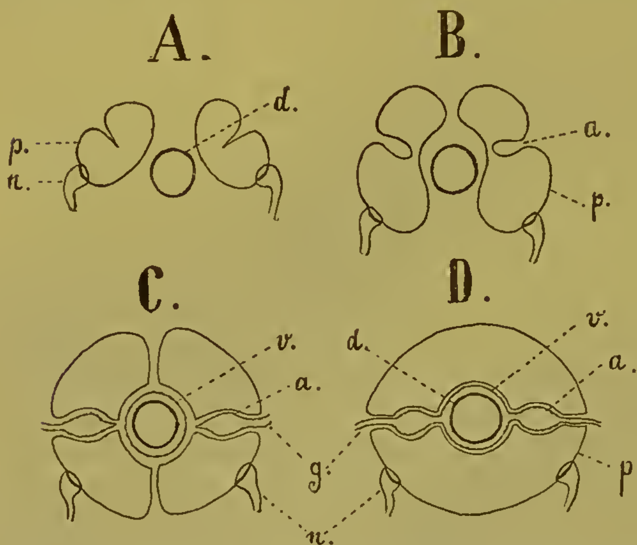


Fig. 572. *A—D* Schema von der Bildung des Herzens bei Cyclas (nach Ziegler's Darstellung entworfen).

a Atrium (in *B* die Pericardialeinstülpung, welche zur Bildung desselben führt), *d* Darm, *g* in die Atrien mündende Gefässe, *n* Nierentrichter, *p* Pericardium, *v* Ventrikel.

Der (nach Ziegler's Darstellung) geschilderte Vorgang der Umwachsung des Darmes durch die Pericardialbläschen und die Vereinigung derselben erinnert in auffälliger Weise an das Zusammentreten zweier Ursegmente zur Bildung der Segmenthöhle bei den Anneliden (vgl. pag. 192). Auf die Beziehung der Nieren (Nephridien) zur Pericardialhöhle wurde oben bereits aufmerksam gemacht. — Die in Berührung tretenden Wände der Pericardialbläschen, welche bei Fortführung des Vergleiches den Mesenterien des Darmes gleichzusetzen wären, scheinen völlig zurückgebildet zu werden, so dass die Höhlungen beider Pericardialbläschen zu einem gemeinsamen Hohlraum zusammenfliessen. Die sogleich zu schildernde Bildung des Herzens geht ausserhalb dieses Raumes, d. h. ausserhalb der secundären und in der primären Leibeshöhle vor sich. Dies würde ebenfalls mit dem Verhalten der Anneliden zusammenstimmen, bei denen das Rückengefäss zwischen dem splanchnischen Blatt des Mesoderms und dem Entoderm, also in der primären Leibeshöhle angelegt wird (vgl. pag. 193).

Mit der Umwachsung des Darmes durch die Pericardialbläschen wurde zugleich die Bildung des Herzens eingeleitet. Die gegen den Darm hin gelegene Wand der Bläschen liefert die Wand des Ventrikels. Diese Angabe Ziegler's hat man wohl so zu verstehen, dass von jener

Wand des Bläschens diejenigen Elemente sich abspalten, welche die Herzwand liefern, während die Wand des Pericardialbläschens selbst das bekleidende Peritonealepithel darstellt (Fig. 572 *B* und *C*). Der gleiche Vorgang würde sich bei Bildung der Vorhöfe wiederholen. Diese letzteren wurden bereits durch jene oben besprochenen Einstülpungen der Pericardialbläschen angelegt (Fig. 572 *A*). Dieselben vereinigen sich mit der gegenüberliegenden Wand der Pericardialbläschen, und die durch Erweiterung der anfangs schmalen Einstülpungen gebildeten Atrien verschmelzen mit der Anlage des Ventrikels (Fig. 572 *B—D*). An der Vereinigungsstelle entstehen die Oeffnungen und Klappen zwischen der Herzkammer und den Vorhöfen.

Die abführenden und zuführenden Gefässe des Herzens (Aorten und Kiemenvenen) entstehen getrennt von der Anlage des Herzens und werden wohl durch Aneinanderlegung solcher Mesodermzellen gebildet, welche von der Wand des Pericardiums herstammen oder schon früher in der (primären) Leibeshöhle vorhanden waren, das heisst also in Form von Lückenräumen zwischen dem Mesodermgewebe der letzteren. Der Austritt derselben aus dem umgebenden Pericardium ist bei der geschilderten Entstehungsweise ohne Weiteres verständlich (Fig. 572 *C* und *D*).

Durch die Bildungsweise des Herzens von Seiten der beiden Pericardialsäcke wird es erklärlich, dass beim ausgebildeten Thier der Darm das Herz durchbohrt. Phylogenetisch dachte man sich dieses Verhalten so entstanden, dass ein Blutraum, welcher sich in der Umgebung des Darmes befand, festere Wandung erhielt und sich damit zum Herzen herausbildete (Grobben). Da die Gefässe getrennt vom Herzen ihren Ursprung nehmen, hat eine derartige Entstehung des Herzens in der Umgebung des Darmes nichts Unwahrscheinliches. Andrerseits hat man aus der Thatsache, dass bei den Lamellibranchiern ein paariges, dorsal vom Darm gelegenes und von je einem besonderen Pericardium umschlossenes Herz vorkommen kann (Arca), geschlossen, das unpaare, den Darm umgebende Herz der höheren Formen möge durch Vereinigung jener beiden Herzen entstanden sein (Thiele, Cap. XXX. Für diese Auffassung schien zu sprechen, dass es gerade sehr ursprüngliche Formen sind, denen ein doppeltes Herz zukommt, und weiter, dass auch bei verschiedenen Anneliden ein doppeltes Rückengefäss vorhanden ist.

Vielleicht möchte man auch die paarige Anlage des Herzens (Fig. 572 und 573 *C*) auf eine frühere Paarigkeit des Herzens zurückführen, doch ist dies nicht berechtigt, da sie allein durch die paarige Ausbildung des Cöloms und dessen Betheiligung an der Entstehung des Herzens bedingt ist. Ein Vergleich mit der Entstehungsweise des Rückengefässes der Anneliden mit der Herzbildung bei den Lamellibranchiaten dürfte die hier zu besprechenden Verhältnisse besser erläutern (vgl. auch pag. 193).

Auch bei den Anneliden ist die Anlage des Herzens paarig, und zwar in noch ausgesprochenerem Maasse als bei den Muscheln. Schon während des Vorwachsens der Ursegmente gegen die dorsale Mittellinie tritt an der gegen das Entoderm gerichteten Seite des splanchnischen Blattes die Anlage des Rückengefässes auf (Fig. 573 *A*, I und II). Dieselbe ist also paarig und rückt mit dem weiteren Vorwachsen der Ursegmente gegen die Rückenlinie vor (*A*, II und III). Dort stossen die beiden Herzanlagen schliesslich zusammen (*A*, IV) und verschmelzen mit einander zu dem unpaaren Rückengefäss, falls sie nicht, wie in den erwähnten Fällen, getrennt bleiben. Mit dem letzteren Verhalten, d. h. dem Getrenntbleiben der Rückengefässe, bietet dasjenige von Arca die grösste Aehnlichkeit. Man muss sich dasselbe so

entstanden denken, dass jeder der beiden Pericardialsäcke durch Einkrümmung seiner medianen Wand eine Herzkammer entstehen liess (Fig. 573 *B*, I—IV). Die Verwachsung der Pericardialsäcke ober- und unterhalb des Darmes unterblieb, wodurch auch eine Vereinigung der beiden Herzanlagen verhindert wurde. Bei dem gewöhnlichen Verhalten der Lamellibranchier dagegen erfolgt die Umwachsung des Darmes, und indem sich die ganze mediane Wand der Pericardialsäcke an der Bildung der Herzkammer betheiligt, umschliesst letztere den Darm (Fig. 573 *C*, I—IV). Die Entstehung dieser einen Herzkammer aus getrennten Anlagen ist auch hier zu erkennen und spricht sich noch augenscheinlicher in der Entstehungsweise der Vorhöfe aus, welche als Einbuchtung der lateralen Wand der Pericardialsäcke angelegt werden (Fig. 572). Aber sie kann wie erwähnt aus der Verbindung der Herzbildung mit den paarigen Cölomsäcken hergeleitet werden. Ausserdem scheint uns auch die Paarigkeit des Herzens, wie sie den defini-

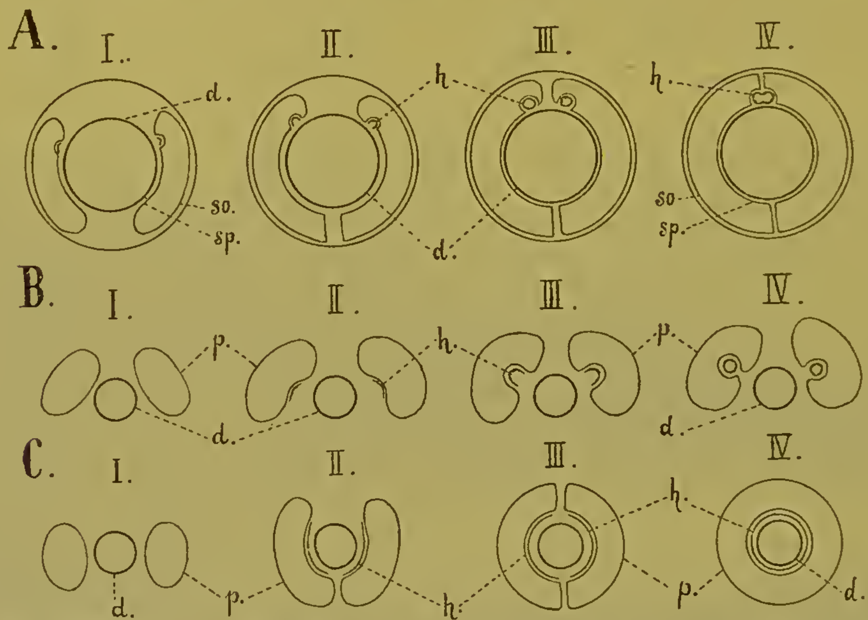


Fig. 573. *A—B* Schemata zur Erläuterung der Entstehung des Herzens. *A* bei Anneliden, *B* bei Arca, *C* bei anderen Lamellibranchiern. (Die Vorhöfe sind der Uebersichtlichkeit wegen fortgelassen.)

d Darm, *h* paarige Anlage des Herzens (in *A*, IV und *C*, IV zum unpaaren Herzen vereinigt), *p* die beiden Pericardialsäcke (in *C*, IV zum Pericardium vereinigt), *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Cölomsackes (Ursegmenter).

tiven Zustand darstellt, leicht aus diesen Entwicklungsvorgängen erklärbar zu sein[1]). Dass dem paarigen Herzen von Arca eine gemeinsame vordere und hintere Aorta zukommt, scheint eher für die Spaltung eines ursprünglich einfachen als für die Vereinigung zweier getrennter Herzen zu sprechen. Das paarige Rückengefäss der Anneliden weist vielfache Verbindungen der beiden Theile auf[2]), was ebenfalls eine Folge des Hervorgehens aus einer anfangs gemeinsamen Anlage sein könnte.

---

[1]) Grobben, welcher eine ähnliche Auffassung des paarigen Herzens der Lamellibranchier verficht, spricht von der „Erhaltung eines ontogenetischen Stadiums durch Bildungshemmung". Auch uns will es scheinen, als ob durch den geschilderten Modus der Herzbildung das Zustandekommen eines doppelten Herzens erleichtert werden könne, wenn solches für das Thier irgendwie günstig ist.

[2]) Megascolex, Microchäta und Acanthodrilus zeigen wiederkehrende

Die Entstehung eines paarigen Herzens (als den ursprünglichen Zustand) suchte man durch die Beziehung der beiden Theile zu den an den Seiten des Körpers gelegenen Kiemen zu erklären (Thiele, Cap. XXX). Wenn es wirklich den ursprünglichen Zustand darstellt, würde die Erklärung sehr plausibel sein, aber das Verhalten der Anneliden (Arthropoden) und Amphineuren zeigt uns das Herz in grosser Uebereinstimmung als ein unpaares, dorsal vom Darm gelagertes Gebilde.

Uebrigens müssen wir noch des Verhaltens Erwähnung thun, dass das Herz bei einigen mehr abgeleiteten Formen (Teredo, Ostrea) ventral vom Darm gelegen ist. In diesem Fall hat also wohl die Vereinigung der Pericardialsäcke zur Bildung des unpaaren Herzens unterhalb des Darmes stattgefunden.

Die Verhältnisse der secundären Leibeshöhle und der Nieren bei den Lamellibranchiaten erinnern sehr stark an diejenigen des Peripatus und der Crustaceen (vgl. pag. 378 und 713). Dort wird ein Theil des Cöloms direct mit in die Niere einbezogen und auch functionell mit ihr vereinigt. Aehnlich darf wohl auch das Pericardium der Lamellibranchier aufgefasst werden, in welches die Nierentrichter einmünden, wie dort in die abgekapselten Theile der Leibeshöhle (des Cöloms). Dass die beiderseitigen Cölomsäcke hier miteinander vereinigt sind, kann keinen Unterschied bilden, denn dadurch ist das Herz keineswegs, wie es auf den ersten Blick den Anschein haben könnte, in die secundäre Leibeshöhle zu liegen gekommen, sondern es befindet sich vielmehr nach wie vor ausserhalb derselben, ganz wie bei den obengenannten Formen auch.

Wenn das Pericardium die ihm zugeschriebene morphologische Bedeutung hat, so liesse sich vielleicht erwarten, dass auch seine physiologische Function in ähnlicher Weise modificirt ist, wie bei denjenigen Formen, bei welchen die secundäre Leibeshöhle in so innige Beziehung mit der Niere getreten ist. Diese Vermuthung scheint sich auch wirklich zu bestätigen, wenn man die sog. Pericardialdrüse in's Auge fasst. Die Pericardialdrüse, das sog. rothbraune oder Keber'sche Organ ist ein durch Wucherung und Ausstülpung der Pericardialwandung entstandenes Organ, welches entweder an den Vorhöfen oder am vorderen Theil des Herzbeutels gelegen ist (Grobben). Dieses Organ hat sehr wahrscheinlicher Weise excretorische Function und da es dem Pericardialepithel seine Entstehung verdankt, so liegt es nahe, auch diesem selbst eine derartige Bedeutung zuzuschreiben. Die enge räumliche Beziehung, in welcher sowohl das Pericardium wie die Pericardialdrüse zum Blutgefässsystem stehen, lässt eine derartige Deutung als recht einleuchtend erscheinen.

Eine Communication des Pericardialraumes mit dem Blutgefässsystem, wie sie angenommen wurde, ist nach den heutigen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden nicht vorhanden. Damit ist auch die Zumischung von Wasser zum Blut, welche man dort vor sich gehen liess, als erledigt zu betrachten, ganz abgesehen davon, dass eine Wasserzufuhr durch das Bojanus'sche Organ von aussen her in den Herzbeutel nach neueren Untersuchungen höchst unwahrscheinlich ist (Rankin). Sowohl der Bau des

---

Verbindungen zwischen beiden Rückengefässen. Bei einem anderen Acanthodrilus ist fast das ganze Rückengefäss paarig und ohne Querverbindungen, aber im vorderen Theil tritt dann doch eine Vereinigung auf (Beddard: Note on the paired dorsal vessel of certain Earthworms, Proc. Phys. Soc. Edinburgh. Vol. 8. 1885).

Organes selbst, wie auch die Richtung der Wimpern in demselben sprechen gegen einen derartigen Vorgang. Ueberhaupt ist die Aufnahme von Wasser in den Körper der Muschel von aussen her, wie man sie vielfach als Erklärung für die Schwellung des Fusses angenommen hatte, als überwunden zu betrachten. Die Poren am Fuss, welche von aussen her direct Wasser in den Fuss leiten sollten, liessen sich auch ontogenetisch nicht nachweisen. (Ziegler.) Die Schwellung des Fusses ist vielmehr, wie die Untersuchungen einer ganzen Anzahl von Autoren (Carrière, Fleischmann, Schiemenz, Rankin u. A.) ergeben haben, darauf zurückzuführen, dass die Hauptmasse des Blutes in den Fuss gebracht wird. Dies geschieht durch Zurückstauen des im Fusse befindlichen Blutes, indem die am Eingang zum Sinus venosus befindliche Klappe geschlossen und dadurch das aus dem Fusse kommende Blut vom Eintritt in den ersteren abgehalten wird. Ausserdem wird aber die bereits im Fusse befindliche Blutmenge durch Zuströmen neuen Blutes von der vorderen Aorta her vermehrt. Infolge der Ausdehnung des Fusses contrahiert sich nämlich der an der Austrittsstelle der hinteren Aorta aus dem Herzen befindliche Sphincter, so dass das Blut durch die vordere Aorta und zwar seiner Hauptmasse nach in den Fuss strömen muss. Eine gewisse Menge von Blut wird übrigens auch während dieses Vorganges noch im Herzen circuliren, um einen Stillstand der gesammten Circulation zu verhindern. Beim Oeffnen der Klappe am Sinus venosus fliesst dann das Blut aus dem Fuss wieder ab, und bei nachlassender Ausdehnung desselben öffnet sich auch der Sphincter der hinteren Aorta wieder, bis bei abermals vorzunehmender Bewegung des Thieres derselbe Vorgang wiederum eintritt.

G. Muskulatur und Bindegewebe.

Bisher wurde bei der Differenzirung der Mesodermgebilde nur des Cöloms, der Niere und des Blutgefässsystems gedacht, doch entstammen der Masse des Mesoderms noch andere Gebilde, die freilich bisher noch sehr wenig studirt wurden, die Muskulatur und das Bindegewebe, abgesehen von den Genitalorganen, welche sogleich noch besprochen werden sollen. Durch Ablösung einzelner Zellen von der Mesodermmasse, Vertheilung derselben im Pseudocöl und Auswachsen dieser isolirten Zellen zu contractilen Fasern werden die Muskelzellen gebildet. Schon bei Betrachtung der Larvenformen wurde gezeigt, wie diese Fasern sich zu grösseren Complexen, den Muskeln der Larve und des ausgebildeten Thieres zusammenlegen (vgl. Fig. 555 pag. 933, 558 pag. 937). Durch reiche Vermehrung der von der Mesodermmasse abgelössten Zellen entsteht auch die Muskulatur des Fusses, sowie das massige Bindegewebe dieses sowie der übrigen Körpertheile.

H. Die Genitalorgane.

Die Genitalorgane sind in Bezug auf ihre Entstehung noch nicht genügend studirt. Bei Cyclas nehmen die Geschlechtsdrüsen ihren Ursprung von den beiden Mesodermstreifen aus, wo sie als eine ziemlich umfangreiche Zellanhäufung unter den Pericardialbläschen dicht an deren Wandung liegen (Ziegler). Eine etwas spätere Entwicklungsstufe der Geschlechtsdrüsen zeigt Fig. 561 *A*, *g*. pag. 943. In noch späterem Stadium stellen sie zwei kolbige Massen dar, welche sich in der Medianebene mit breiter Fläche berühren und oberhalb der Cerebrovisceralcommissur gelegen sind (Fig. 571 *g*).

Directe Beziehungen der Genitaldrüsen zu den Pericardialsäcken, d. h. also zum Epithel der secundären Leibeshöhle, wie wir sie von den Anneliden kennen und von den Mollusken noch kennen lernen werden, lassen sich aus dem bisher für die Lamellibranchiaten bekannt Gewordenen nicht entnehmen; freilich ist dies noch wenig und berechtigt vielleicht nicht zu weiteren Schlüssen. Immerhin liesse sich denken, dass durch die engen Beziehungen des Cöloms zur Niere die Verhältnisse eine Aenderung erfahren haben möchten und dadurch ein allmähliches Heraustreten der Genitalanlage aus dem Cölom bewirkt worden sei. Gleichzeitig müsste dann auch der Leitungsapparat eine Veränderung erfahren haben. Was diesen letzteren anbetrifft, so können wir uns nur an die anatomischen Verhältnisse halten.

Die Geschlechtsausführungsgänge verhalten sich bei den Lamellibranchiern verschieden. Sie können getrennt von den Nephridien ausmünden, wie dies bei den meisten Muscheln der Fall ist. Neben den äusseren Oeffnungen der Nieren münden sie z. B. bei den Unioniden, bei Cardium, Pectunculus Pholas u. a. aus. Bei anderen Muscheln öffnen sie sich mit den Ausführungsgängen der Nieren in eine gemeinsame Cloake (so bei Arca, Pinna, Ostrea, Cyclas); bei noch anderen münden sie etwas weiter hinten in das Bojanus'sche Organ ein (Anomia, Spondylus, Pecten, Lima)[1] und nur bei wenigen ursprünglichen Formen (Nucula, Solenomya) werden die Genitalproducte nicht weit von der Renopericardialöffnung in die Niere geleitet (PELSENEER Nr. 41).

Getrennte Ausführungsgänge der Nieren und Genitalorgane finden wir bei solchen Formen, welche wir ihrem Bau nach für die phylogenetisch jüngeren zu halten haben, während die Verbindung beider Organsysteme denjenigen Muscheln zukommt, die durch ihre Organisation und ihr frühes geologisches Auftreten ein höheres Alter beurkunden (v. JHERING). Solches Verhalten der Muscheln weist darauf hin, dass die Geschlechtsausführungsgänge ihren Ursprung auf die Nephridien zurückführen und sich erst allmählich von diesen emancipirt haben. Es könnten da analoge Vorgänge stattgefunden haben wie bei gewissen Anneliden (Capitelliden), bei denen sich von den Nephridien aus neue Leitungskanäle für den Genitalapparat herausbilden. Infolge der modificirten Function des Cöloms und der vielleicht dadurch hervorgerufenen Verlegung der Genitaldrüsen wäre eine derartige Modification der ursprünglich zur Leitung der Geschlechtsproducte dienenden Nephridien erklärlich.

Litteratur.

1. Barrois, Th. *Note sur l'embryogénie de la Moule commune (Mytilus edulis). Bull. scientifique du Département du Nord de la France 2e sér. 2e année. (1879?).*
2. Barrois, Th. *Le stylet cristallin des Lamellibranches. Revue biol. du Nord de la France. T. 1. 1889.*
3. Blochmann, F. *Eine freischwimmende Muschellarve im süssen Wasser. Biol. Centr.-Blatt. 11. Bd., Aug.-Heft. 1891.*
4. Braun, M. *Postembryonale Entwicklung von Anodonta. Zool. Anz. 1. Jahrgang. 1878.*
5. Braun, M. *Die postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft Frankfurt a. M. 19. Jahrg. 1887.*

[1]) Zusammenfassungen dieser grossentheils von LACAZE-DUTHIERS und IHERING festgestellten Verhältnisse finden sich bei letzterem Autor (No. 24), sowie in BRONN's Klassen und Ordn. der Weichthiere 3. Bd. 1. Abth. Neuerdings hat PELSENEER (No. 41) eine Darstellung derselben gegeben.

6. **Brooks, W. K.** *The development of the oyster. Studies from the biol. Lab. John. Hopk. Univ. Baltimore. Vol. 1. 1880.*

7. **Bütschli, O.** *Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschrift des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1886.*

8. **Carrière, J.** *Die embryonale Byssusdrüse von Anodonta. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.*

9. **Carrière, J.** *Ueber Molluskenaugen. Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.*

10. **Dall, W. H.** *Report on the Mollusca (collected by the U. S. Steamer Blake). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 18. 1889.*

11. **Ehrenbaum, E.** *Untersuchungen über die Structur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufiger vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

12. **Flemming, W.** *Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. der k. Akad. Wiss. zu Wien. Math.-Nat. Cl. 51. Bd. 3. Abth. 1875.*

13. **Forel, F. A.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Med. Inaug.-Diss. Univ. Würzburg. 1867.*

14. **Fullarton, J. H.** *On the development of the common Scallop (Pecten opercularis). 8th Annual Report of the Fishery Board for Scotland. P. III. Edinburgh. 1890.*

15. **Goette, A.** *Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

16. **Grobben, C.** *Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 7. Bd. 1888.*

17. **Grobben, C.** *1) Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Anz. 1886. 2) Die Pericardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden etc. Zool. Anzeiger. 1887. 3) Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden etc. Sitz.-Ber. k. Akad. Wien. Math. Nat. Cl. 97. Bd. 1888.*

18. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 3. Bd. 1881.*

19. **Horst, R.** *On the development of the European Oyster (Ostrea edulis). Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1882.*

20. **Horst, R.** *Embryogénie de l'huître. (Ostrea edulis). Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. Supplement Deel I. 1883—84.*

21. **Huxley, T. H.** *Oysters and the Oyster Question. English Illustr. Magazine. 1883.*

22. **Jackson, R. T.** *The development of the oyster with remarks on allied genera. Proceed. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 23. 1888.*

23. **Jackson, R. T.** *Phylogeny of the Peleeypoda. The Aculidae and their Allies. Memoirs Boston Soc. Nat. Hist. Vol. IV, No. VIII. 1890. Auszüge aus dieser Schrift mit deren Hauptresultaten enthalten zum Theil die Artikel: „Studies of Pelecypoda" und „The mechanical origin of structure in Pelecypods". American Naturalist. Vol. 25 (pag. 1132) und 25 (pag. 11). 1890 und 1891.*

24. **Ihering, H. v.** *Zur Morphologie der Niere der sog. Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1887.*

25. **Ihering, H. v.** *Anodonta und Glabaris. Zool. Anzeiger 14. Jahrg. 1891.*

26. **Ihering, H. v.** *Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*

27. **Korschelt, E.** *Ueber die Entwicklung von Dreissena polymorpha Pallas. Sitz.-Ber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde Berlin. Juli-Heft. 1891.*

28. **Lacaze-Duthiers, H.** *Mémoire sur le développement des branchies des Mollusques acéphales lamellibranches. Ann. Sc. Nat. 4e sér. Zool. T. V. 1856.*

29. **Lankester, E. Ray.** *Contributions to the developmental history of the Mollusca. Phil. Transactions R. Soc. London. Vol. 165. Part 1. 1875.*

30. **Leuckart, R.** *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig. 1848.*

31. **Leydig, F.** *Ueber Cyclas cornea Lam. Arch. d. Anat. und Phys. 1855.*

32. **Leydig, F.** *Mittheilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen in Noll: Der Main etc. Tübing. Inaug.-Dissert. Frankfurt a. M. 1866.*

33. **Lovén, S.** *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca acephala lamellibranchiata. Aus den Abhandl. der k. Schwed. Akad. Wiss. 1848 im Auszug übersetzt vom Verf. Stockholm. 1879.*

34. **Martens, E. von.** *Eine eingewanderte Muschel. Der Zoologische Garten. 6. Jahrg. 1865.*

35. **Ménégaux, M.** *1) Sur le cœur et la branchie de la Nucula Nucleus. 2) Sur la branchie chez les Lamellibranches et sur la comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Société Philomatique de Paris 8e sér. T. 1. 1888—89.*

36. **Mitsukuri, K.** *On the structure and significance of some aberrant forms of Lamellibranchiate gills. Quart Journ. micr. Sc. Vol. 21. 1881.*

37. **Möbius, K** *Die Auster und die Austerwirthschaft. Berlin. 1877.*

38. **Müller, F.** *Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Schneider's Zool. Beiträge. 1. Bd. Breslau. 1885.*

39. **Patten, W.** *Eyes of Mollusces and Arthropods. Mittheil. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Pelseneer, P.** *Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. Bull. scient. de la France et de la Belgique (A. Giard). T. 20. 1889.*

41. **Pelseneer, P.** *Contributions à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biologie. T. XI. 1891.*

42. **Quatrefages, M. A. de.** *Mémoire sur l'embryogénie des Tarets (Teredo). Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. 11. 1849.*

43. **Rabl, C.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 10. Bd. 1876.*

44. **Rankin, W. M.** *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel etc. Jen. Zeitschr. 24. Bd. 1890.*

45. **Rawitz, B.** *Der Mantelrand der Acephalen. Jen. Zeitschr. für Naturw. 22. und 24. Bd. 1888 und 1890.*

46. **Ryder, J. A.** *The metamorphosis and post-larval stages of development of the oyster. Annual Report of the Commissioner of Fish and Fisheries for 1882. Washington. 1884.*

47. **Schierholz, C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 31. Bd. 1878.*

48. **Schierholz, C.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- u. Flussmuschel. Berlin. 1878.*

49. **Schierholz, C.** *Ueber die Entwicklung der Unioniden. Denkschr. k. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturw. Cl. 45. Bd. 1889.*

50. **Schmidt, F.** *Beitrag zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. 51. Jahrg. 1885.*

51. **Schmidt, Osc.** *Ueber die Entwicklung von Cyclas caliculata. Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.*

52. **Sharp, B.** *Remarks on the phylogeny of Lamellibranchiata. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. Vol. 2. 1888.*

53. **Sluiter, C. Ph.** *Ueber die Bildung der Kalkröhren von Gastrochäna. Naturkund. Tijdschrift Nederlandsch. Indië. Band L. 1890.*

54. **Stepanoff, P.** *Ueber die Geschlechtsorgane u. die Entwicklung von Cyclas cornea. Arch. f. Naturg. 31. Jahrg. 1865.*

55. **Thiele, Th.** *Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

56. **Tullberg, T.** *Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers u. der Molluskenschalen. Kgl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar. Bd. 19, No. 3. 1882.*

57. **Voeltzkow, A.** *Entovalva mirabilis, eine schmarotzende Muschel aus dem Darm einer Holothurie. Spengel's Zool. Jahrb. Abth. für Systematik etc. 5. Bd. 1890.*

58. **Weltner, W.** *Zur Entwicklung von Dreissensia. Zool. Anzeiger. 14. Jahrg. 1891.*

59. **Wilson, John.** *On the development of the common Mussel (Mytilus edulis L.). Fifth Annual Report of the Fishery Board for Scotland (for the year 1886). Edinburgh. 1887.*

60. **Ziegler, E.** *Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

XXVII. Capitel.

SOLENOCONCHEN (Scaphopoden).

(Dentalium.)

Die Entwicklung von Dentalium ist vor Jahren (1857) von Lacaze-Duthiers und später (1883) von Kowalevsky auch an Schnitten studirt worden; doch brechen Kowalevsky's Untersuchungen schon früher ab, da er die Larven nur bis zum sechsten oder siebenten Tage halten konnte, während Lacaze-Duthiers dieselben bis zum Alter von 35 Tagen aufzuziehen vermochte. Zum grossen Theil sind wir also noch auf die älteren Angaben des letztgenannten Forschers angewiesen.

Die Geschlechtsproducte werden durch die rechte Nierenöffnung in's Wasser entleert und hier findet die Befruchtung statt. Die nicht sehr dotterreichen Eier sind von einer dünnen Hülle umgeben.

1. Furchung und Keimblätterbildung.

Die totale Furchung beginnt mit der Zerlegung des Eies in zwei Furchungskugeln, von denen die eine etwas umfangreicher ist als die andere. Von der grösseren schnürt sich dann wieder eine Furchungskugel ab, und auch die kleinere theilt sich in zwei, so dass jetzt ein Makromer und drei Mikromeren vorhanden sind. Von der grösseren Furchungskugel schnüren sich möglicher Weise noch weitere Zellen ab und die Mikromeren theilen sich wiederholt, so dass bald eine grössere Anzahl der letzteren der einen ziemlich umfangreich bleibenden Furchungskugel aufliegen. Auch diese theilt sich schliesslich in zwei und dann in vier Makromeren. Diese Art der Furchung zeigt eine gewisse Uebereinstimmung mit derjenigen, welche wir bei den Lamellibranchiern als die gewöhnliche antreffen. In Folge weiterer Theilungen und durch Bildung einer centralen Höhle kommt am Ende eine Blastula zu Stande, die an der einen Hälfte aus kleineren, an der anderen Hälfte aus grösseren Zellen besteht (Fig. 574 *A*). Es lässt sich also an ihr der animale vegetative Pol deutlich unterscheiden; am letzteren erscheint die Blastula sehr bald etwas abgeplattet, und hier beginnt sodann die Einsenkung zum Urdarm (*B*). Dentalium weist eine Invaginationsgastrula auf *(C)*, welche etwas in die Breite gezogen erscheint. Aus der Continuität des Entoderms lösen sich bald einige grosse Zellen los und lagern sich in die Furchungshöhle (Fig. 574 *C*). Hier zeigen sie eine bilateral symmetrische Anordnung und werden, zumal in späteren Stadien, in der Nähe

des Blastoporus gefunden. Sie repräsentiren die Anlage des Mesoderms (*mes*). Anfangs nur aus wenigen grossen Zellen bestehend, stellt das Mesoderm etwas später zwei Gruppen von Zellen dar, welche nach weiterer Vermehrung die beiden neben dem Urdarm gelegenen Mesodermstreifen bilden.

Wie erwähnt, zeigt die Mesodermanlage eine bilaterale Gestaltung, aber die Anordnung scheint doch nicht eine so regelmässige zu sein, wie wir dies z. B. von Chiton (pag. 911) hervorheben konnten. Allerdings geht aus verschiedenen der von Kowalevsky gegebenen Abbildungen eine deutliche bilaterale Anordnung des Mesoderms hervor, aber nach anderen, sowohl früheren als etwas späteren Stadien scheint dieselbe doch weniger regelmässig zu sein. Das Gleiche dürfte auch für die weitere Differenzirung des Mesoderms gelten. Zwar tritt eine Spaltung im Mesoderm auf, welche Kowalevsky für das Cölom anzusehen geneigt ist, aber das betreffende Stadium ist ein verhältnissmässig spätes und weist eine schon ziemlich hohe Ausbildung des Körpers auf. Uebrigens sind diese Verhältnisse noch nicht genügend klar gestellt, als dass sich mit einiger Sicherheit Schlüsse daraus ziehen liessen.

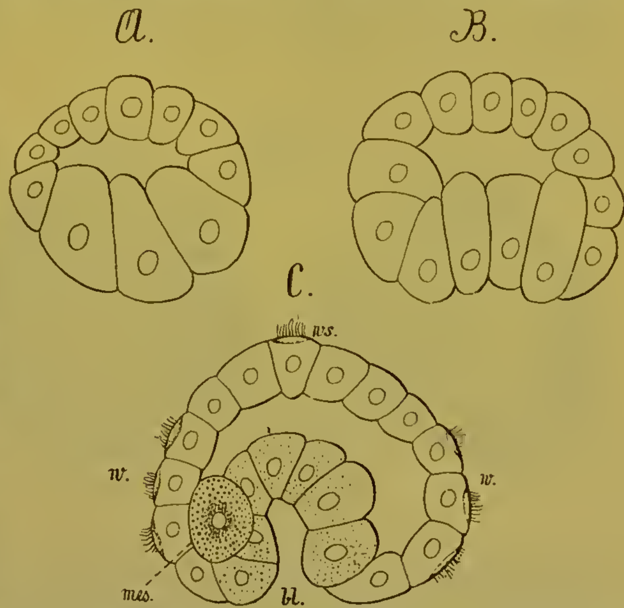


Fig. 574. *A—C* Schnitte durch Embryonen von Dentalium im Blastula- und Gastrulastadium (nach Kowalevsky).
bl Blastoporus, *mes* Anlage des Mesoderms, *w* Zellen des Wimperkranzes, *ws* Wimperschopf.

In Bezug auf die Mesodermbildung muss übrigens noch erwähnt werden, dass auf dem Stadium der Blastula bezw. der beginnenden Invagination, in der Furchungshöhle vereinzelte Zellen von verschiedener Grösse angetroffen werden, die möglicher Weise Mesodermzellen sein könnten, obwohl Kowalevsky selbst mehr geneigt ist, das Mesoderm auf jene oben geschilderte Weise entstehen zu lassen und das Vorkommen jener Zellen in der Furchungshöhle für eine anormale Erscheinung zu halten.

2. Die Ausbildung der Larvenform.

Bereits im Stadium der Gastrula wird der Embryo frei und ist fähig, sich activ zu bewegen, da ein Theil der Ectodermzellen sich bereits mit Wimpern bedeckt hat (Fig. 574 *C*). Solcher wimpernder Zellen unterscheidet man an der jungen Larve ausser den am Scheitelpol gelegenen und später den Wimperschopf darstellenden noch drei Reihen. Diese drei Reihen von Wimperzellen liegen am mittleren Umfang der Larve direct hinter einander und machen bei der jungen Larve einen grossen Theil von deren Körper aus (Fig. 574 *C*; 575 *A*). Da sie den präoralen Wimperkranz repräsentiren, so stellt sich der postorale Theil dieser jungen Larven als sehr wenig entwickelt dar. In diesen frühen Stadien

besteht die Larve nur erst aus verhältnissmässig wenigen Zellen, und dieselben sind noch sehr umfangreich, wie ein Blick auf die Figur 575 *A* zeigt. In späteren Stadien mit zunehmender Grösse der Larve und der weiteren Vermehrung ihrer Zellen treten die Reihen der Wimperzellen gegen den übrigen Umfang der Larve mehr zurück (Fig. 576 *A*) und erscheinen schliesslich als ein einziger, allerdings ziemlich breiter Wimperkranz (Fig. 575 *A—C*). Unterdessen ist der Wimperschopf am Scheitelpol deutlicher hervorgetreten, und auch ein grosser Theil des vorderen Abschnittes der Larve hat sich mit zarten Wimpern bedeckt (Fig. 575 *B*).

Bei den jüngsten Larven, d. h. im Stadium der Gastrula, lag der Blastoporus terminal, nämlich gegenüber dem Scheitelpol (Fig. 574 *C*), doch ändert er seine Lage bald, indem er entsprechend der späteren Ventralfläche gegen den Wimperkranz vorrückt (Fig. 575 *A*). Damit gewinnt die Larve eine etwas unregelmässigere, an der Ventralfläche abgeschrägte Gestaltung. Gleichzeitig hat sich der vor dem Wimperkranz gelegene (präorale) Theil der Larve mehr konisch gestaltet, worauf sich

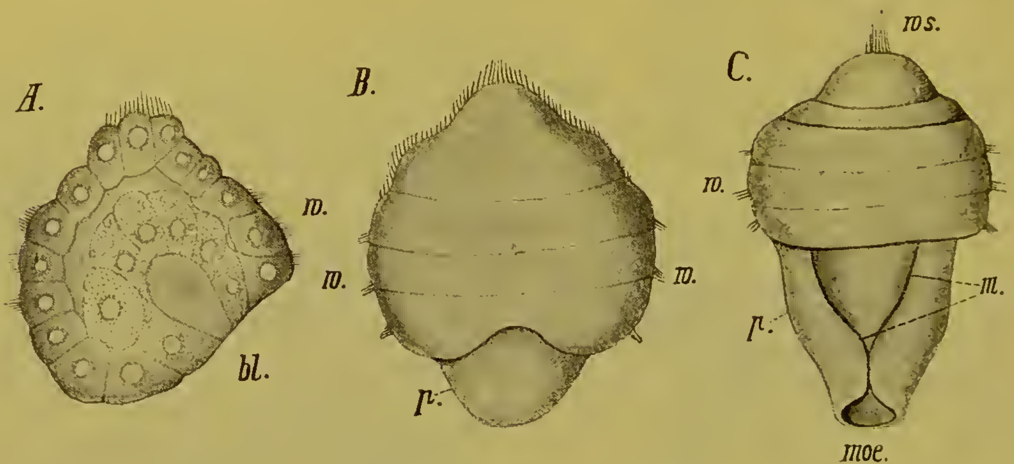


Fig. 575. *A—C* Drei Larven von Dentalium im Alter von 12, 24 und 37 Stunden (nach KOWALEVSKY).

bl Blastoporus, *m* Mantelfalten, *moe* hintere (bleibende) Oeffnung des Mantels, *p* postoraler Theil des Körpers, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

dann auch der hintere (postorale) Abschnitt etwas streckt (Fig. 576 *A*). Es soll gleich hier erwähnt werden, dass an der Stelle des jetzt eng und spaltförmig gewordenen Blastoporus eine mit diesem in Verbindung bleibende Ectodermeinsenkung zu Stande kommt und dass daraus der bleibende Mund und Vorderdarm hervorgehen, der eigentliche Blastoporus also etwas nach innen verlagert wird (Fig. 576 *A*). Die frühen Larvenstadien von Dentalium zeigen grosse Uebereinstimmung mit denen von Patella, wie sich aus einer Vergleichung der Figuren 575 und 576 mit Fig. 590 und pag. 1006 ergibt.

Wie wir die Larve der Amphineuren der Annelidentrochophora verglichen haben (pag. 913) und einen solchen Vergleich aus noch zwingenderen Gründen bei den Larven der übrigen Mollusken, besonders der Lamellibranchier, vornehmen (pag. 933 und 1009), so werden wir auch die Dentaliumlarve zur Trochophora in Beziehung bringen dürfen. Da freilich auch bei ihr Scheitelplatte und Urnieren, zwei wichtige Organe der Trochophora, bisher nicht nachgewiesen sind, so gilt bezüglich ihrer ungefähr dasselbe, was über die Chiton-

larve gesagt wurde, zumal auch ihr der After noch fehlt und das (vielleicht auf die Scheitelplatte zu beziehende) Cerebralganglion erst in späterem Stadium als paarige Anlage auftritt. Die Larve von Dentalium neigt sich übrigens insofern bereits mehr dem typischen Charakter der Molluskenlarven zu, als sie bereits ein für die letzteren besonders kennzeichnendes Organ, nämlich die Schalendrüse, in deutlicher Ausbildung aufweist (Fig. 576 *A* u. *B*). Diese dorsale Einstülpung (*B*, *sd*) gelangt bereits in einem sehr frühen Stadium zur Differenzirung (*A*), vertieft sich sodann, um sich später wieder auszugleichen. Dieses Verhalten sowohl wie die Lage des Organs stimmt durchaus mit der Bildung der Schalendrüse anderer Mollusken überein. Ein Vergleich der betr. Abbildungen der Dentaliumlarve mit denen der Lamellibranchiaten- und Gastropodenlarven (Fig. 554 und 555 pag. 929 und 933, Fig. 590 pag. 1006) lässt ohne Weiteres die grosse Uebereinstimmung in der Lagerung der Organe dieser Larvenformen erkennen. Da die Schale

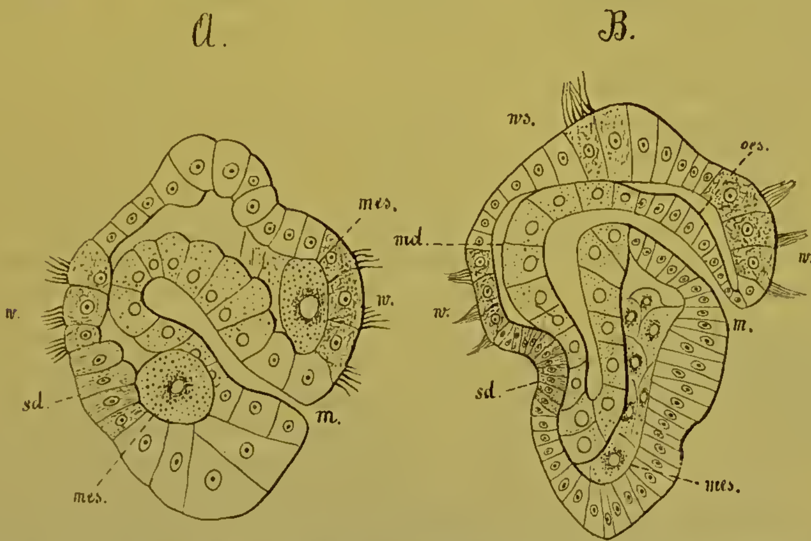


Fig. 576. *A* und *B* Mediane Längsschnitte durch Dentaliumlarven im Alter von etwa 14 und 34 Stunden (nach KOWALEVSKY).

m Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *oes* Oesophagus, *sd* Schalendrüse, *w* Wimperkranz, *ws* Wimperschopf am Scheitelpol.

des Dentalium am Rücken des postoralen Abschnittes zur Ablagerung kommt, wo jenes Organ gelegen ist, so zeigt sie die gleiche Entstehungsweise und Gestaltung wie die jungen Schalen der übrigen Mollusken Mit denen der Lamellibranchiaten speciell besitzt sie insofern eine gewisse Aehnlichkeit, als sie sich vom Rücken aus um beide Seiten des Körpers herumbiegt, aber während die junge Muschelschale bald zweiklappig wird, ist dies bei Dentalium nicht der Fall; dessen Schale bleibt also gewissermaassen auf dem Stadium stehen, welches wir als unpaares Schalenhäutchen der zweiklappigen Muschelschale vorausgehen sahen (pag. 955).

Ehe es zur Ausbildung der Schale kommt, vollziehen sich an der schwärmenden Larve von Dentalium noch weitere wichtige Veränderungen. Zunächst betreffen dieselben den postoralen Abschnitt. Derselbe ist wie erwähnt anfangs höchst unansehnlich (Fig. 574 *C*), nimmt aber bald an Umfang zu. Aus diesem Theil der Larve bildet sich später durch fortschreitende Längsstreckung der bei weitem grösste Theil des

Körpers heraus, während der präorale Abschnitt fast ganz zurücktritt. In dieser Beziehung liegen also bei Dentalium ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bei den Amphineuren (pag. 913) kennen lernten und dort mit den entsprechenden Vorgängen der Metamorphose bei den Anneliden verglichen.

Schon in einem ziemlich frühen Stadium setzt sich der präorale gegen den postoralen Theil ab, indem er sich etwas vorwulstet (Fig. 575 u. 576 *B*). In einer mehr nach vorn gerichteten Einbuchtung liegt die Mundöffnung (Fig. 576). Die als Schalendrüse anzusehende Einsenkung (*sd*) an der Dorsalseite wurde bereits früher erwähnt. Wenn der postorale Abschnitt sich noch mehr vergrössert hat, erheben sich seitlich an demselben zwei Falten, welche gegen die ventrale Mittellinie zu vorwachsen und in einem etwas späteren Stadium sich zunächst in der Nähe des Hinterendes treffen (Fig. 575 *C*). Diese Falten, welche später am freien Rande mit einander verwachsen, stellen die Anlage des Mantels dar und zeigen somit eine gewisse Uebereinstimmung mit der Entstehung des Mantels bei den Lamellibranchiaten. Sie umschliessen eine ventrale Vorwulstung, den Fuss (Fig. 578 *B*). An dessen Basis sind bereits ziemlich früh die Otolithenbläschen zu erkennen. Sie liegen ziemlich nahe dem Wimperkranz und entstehen als Einsenkungen des Ectoderms, welche sich als Blasen von diesem abschnüren. Es sei auch gleich hier erwähnt, dass eine paarige Verdickung des Ectoderms in ihrer Nähe, die sich später ebenfalls, und zwar durch Abspaltung von diesem sondert, die Pedalganglien liefert. In der Mittellinie des Fusses scheint eine Einstülpung zu liegen, die vielleicht der für Chiton beschriebenen Fussdrüse entspricht.

Während sich die geschilderten Veränderungen am postoralen Theil der Larve vollzogen, hat auch der präorale Abschnitt einige Modificationen seiner Gestaltung erfahren. Abgesehen davon, dass er durch das Ueberwiegen des hinteren Theiles verhältnissmässig zurücktritt (Fig. 575 u. 576), entstehen auch dicht neben dem Wimperschopf zwei anfangs seichte, später aber sich mehr und mehr vertiefende Ectodermeinsenkungen (Fig. 577 *A*), welche die paarige Anlage des Cerebralganglions darstellen. Die Zellen dieser Einsenkungen gehen direct in die Wimperzellen des Scheitelpols über, und beide Einsenkungen stehen auch durch die den Wimperschopf umgebenden Zellen direct mit einander in Verbindung, so dass sie dadurch eine gemeinsame Gehirnanlage darstellen. Die schlauchförmig gewordenen Einstülpungen, welche sich bis gegen den Oesophagus hin erstrecken (Fig. 577 *B*), erfahren besonders an ihrem proximalen Ende durch starke Zellenwucherung eine ansehnliche Verdickung. Sie lösen sich schliesslich aus der Verbindung mit dem Ectoderm (*C*) und erfahren eine Differenzirung in Fasermasse und Ganglienzellen, so dass sich an ihrer Gangliennatur nicht zweifeln lässt. Etwas später bildet sich über dem Oesophagus eine Verbindungsbrücke der beiden jetzt solide erscheinenden Ganglienhälften aus.

Während die Pedalganglien, wie schon oben gezeigt wurde, durch Abspaltung vom Ectoderm entstehen, nehmen also die Cerebralganglien in Form von Einstülpungen ihren Ursprung. Dies ist ein etwas auffallendes Verhalten, da die gewöhnliche Bildungsweise der Cerebralganglien bei den Mollusken die durch Delamination ist. Bei der grossen Contractilität der Larven liegt es übrigens nicht ganz fern, bezüglich derartiger Einsenkungen auch an mehr oder weniger vorübergehende Einziehungen der Oberfläche zu denken. Uebrigens nimmt auch Kowalevsky eine zunächst an der Ober-

fläche vor sich gehende Entwicklung dieser Ganglien an, und erklärt die Einstülpungen dadurch, dass durch die Concentrirung des Wimperkranzes nach vorn der nöthige Raum für die Ausbreitung der Ganglienanlagen fehlte und diese deshalb nach innen eingesenkt würden. Jedenfalls aber erinnern diese Verhältnisse bei Dentalium an die Entstehung des Cerebralganglions bei verschiedenen Gastropoden, wo dieselbe zweifellos durch Einstülpung erfolgt (vgl. pag. 1061). Da es sich in diesen Fällen um höher stehende Formen handelt, würde es bezüglich des Vergleichs mit Dentalium sehr wünschenswerth sein, zu erfahren, wie die Bildung des Cerebralganglions bei den ursprünglicheren Gastropoden, zumal bei den Zeugobranchiern, vor sich geht.

Während sich die zuletzt besprochenen Vorgänge der Bildung des Nervensystems vollzogen, erfuhr sowohl der Wimperschopf wie auch der Wimperkranz eine gewisse Reduction (Fig. 577). Besonders der letztere oder das Velum, wie man diesen Theil des Larvenkörpers auch hier in Uebereinstimmung mit anderen Molluskenlarven nennt[1]), kommt dabei in Betracht. Das Velum ist ein vorzügliches Bewegungsorgan der Larve, und wenn es zur Rückbildung gelangt, so muss diese eine andere Art der Bewegung annehmen. Im Stadium der Figur 578 erscheint das Velum noch besonders stark entwickelt und bildet jetzt als tellerförmiger Aufsatz den vorderen Theil der Larve, während dieser früher eine konische Gestalt zeigte (Fig. 576). Wenn das Velum mehr zurücktritt und dafür die anderen Theile des Körpers (die Schale, der Fuss u. s. w.) zu besserer Ausbildung gelangen, sinkt die Larve zu Boden und bewegt sich hier zum Theil noch mittelst des Velums schwimmend, zum Theil aber kriecht sie bereits unter Zuhilfenahme des Fusses, ganz ähnlich wie dies auch bei anderen Molluskenlarven beim Uebergang in das ausgebildete Thier der Fall ist (vgl. pag. 941 sowie Fig. 593, 594, 607 u. a.). Die Zeit des Freischwärmens dauert bei Dentalium reichlich vier Tage. Uebrigens bewegen sich die Dentaliumlarven auch während dieser Zeit nicht an der Oberfläche des Wassers, wie dies die Larven vieler Lamellibranchier und Gastropoden thun, sondern scheinen sich in verschiedener Höhe aufzuhalten (Lacaze-Duthiers).

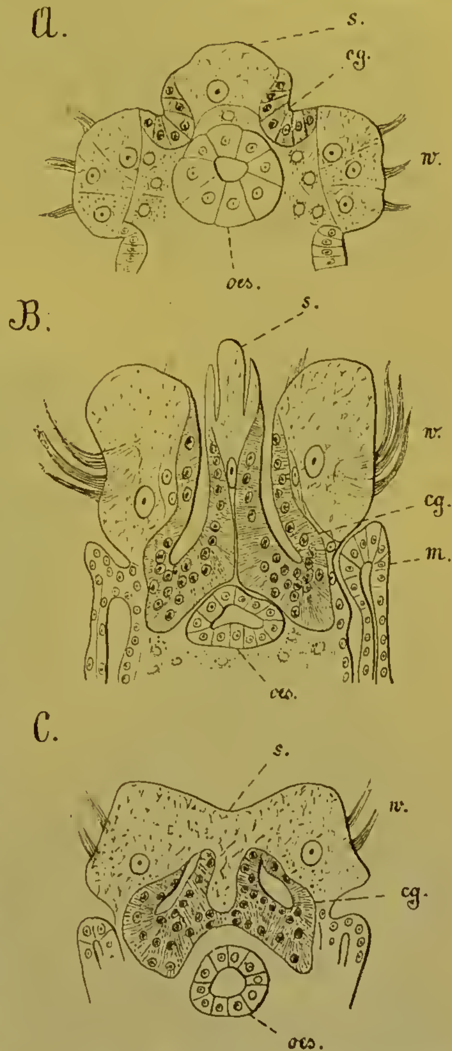


Fig. 577. *A—C* Frontalschnitte verschieden alter Larvenstadien von Dentalium zur Erläuterung der Gehirnbildung (nach Kowalevsky). *cg* Anlage des Cerebralganglions, *m* Mantel, *oes* Oesophagus, *s* Scheitelpol, *w* präoraler Wimperkranz.

[1]) Man vergl. hierzu pag. 934 und 1006.

3. Die Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier.

Schon wenn die Larve zum Grunde hinabsteigt, sich aber zunächst noch mit Hilfe des Velums fortbewegt, sind bereits die hauptsächlichsten Organe des fertigen Thieres angelegt. Diese letzte Entwicklungsperiode ist also durch das Wachsthum und die weitere Ausbildung der bereits vorhandenen Anlagen gekennzeichnet.

Betrachtet man die Larve zunächst von aussen (Fig. 578 *B*), so bemerkt man, dass die Schale weit umfangreicher geworden ist. Anfangs ein am Rücken gelegenes scheibenförmiges Gebilde, bog sie sich dann sattelförmig nach den Seiten um, bis ihre freien Ränder sich in der ventralen Mittellinie vereinigten (Fig. 578 *A*). An den ventralen Theilen der Schale erkennt man eine parallele Streifung (Fig. 578 *B*), ähnlich wie man sie an den Schalen der Lamellibranchier ebenfalls bemerkt (Fig. 567, pag. 956). Dieselbe entspricht den Zuwachsstreifen, so dass also auch hier das Wachsthum der Schale in ähnlicher Weise wie dort

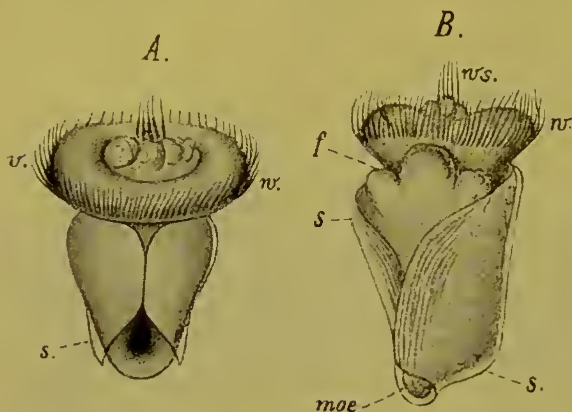


Fig. 578. *A* und *B* Dentaliumlarven vom Ende des zweiten (*A*), bezw. vom dritten bis vierten Tage (*B*). *A* von der Ventralseite, *B* etwas schräg von derselben gesehen (nach Lacaze-Duthiers).

f Fuss, *moe* hintere Oeffnung des Mantels, *s* Schale, *w* Wimperkranz (*v* Velum), *ws* Wimperschopf.

vor sich geht. Mit der weiteren Grössenzunahme der Schale wird die Verwachsung eine innigere. Zunächst ist die vordere Oeffnung der Schale noch bedeutend weiter als die hintere, was mit der ganzen Gestaltung der Larve zusammenhängt (Fig. 578 *B*). Wenn aber erst die Rückbildung des Velums erfolgt, nimmt mit der Verlängerung der Schale auch ihre vordere Mündung verhältnissmässig an Umfang ab. Die Schale erscheint jetzt beinahe cylinderförmig mit der vorderen, etwas weiteren und der hinteren engeren Oeffnung. Die Grössenzunahme erfolgt durch Aufsetzen neuer Schalenparthien von Röhrenform am Vordertheil. Die neugebildeten Parthien setzen sich durch kreisförmige Grenzlinien von den älteren Parthien ab, wodurch die Schale wie segmentirt erscheint (Fig. 579). Es tritt dies zumal bei etwas älteren Thieren deutlich hervor. Späterhin nimmt die Schale die Einkrümmung nach der dorsalen Seite, sowie die konische Gestalt an, welche sie beim ausgebildeten Thier zeigt. Die vordere und hintere Oeffnung der Schale, deren Entstehung durch die rollenartige Einkrümmung des Schalenblattes bedingt ist (Fig. 579 *A* und *B*), bleibt auch bei der ausgebildeten Schale erhalten.

Die cylindrische und später hornförmige Gestaltung der Schale wird nur ermöglicht durch eine ähnliche Ausbildung des Mantels. Ihn sahen wir schon früher in Form zweier Falten ebenfalls vom Rücken auswachsen und ventral verschmelzen. Auch er bleibt vorn und hinten geöffnet, so

wie die Schale. Nach vorn wächst er in Form eines Rohres mitsammt der Schale noch eine Strecke über den Körper des Thieres hinaus, so dass dieser ganz in ihm verborgen liegt. Aus der vorderen Mantelöffnung kann der Fuss ziemlich weit hervorgestreckt werden. Den letzteren sahen wir als eine umfangreiche Wulstung an der Bauchfläche hinter der Mundöffnung entstehen. Schon bald nimmt er die für Dentalium charakteristische dreitheilige Form an (Fig. 579 *A* u. *B*, f.) Obwohl diese äusserst charakteristische Gestalt des Fusses bereits sehr frühzeitig auftritt, hat man sie doch nicht für ein ursprüngliches Merkmal, sondern wohl eher als eine spätere Erwerbung anzusehen, da sie einigen Gattungen der Solenoconchen fehlt (Plate No. 3). Die Gattungen Siphonodentalium und Cadulus entbehren der beiden Seitenlappen am Fuss, zeigen also allem Anschein nach eine ursprünglichere Form des Molluskenfusses.

In einem etwas späteren Stadium, wenn das Velum noch erhalten ist, sieht man den Fuss bereits aus der Schale hervorgestreckt werden (Fig. 579 *A*). Dieses Stadium (wie auch das jüngere Stadium der Fig. 578 *B*) erinnert an dasjenige der Muscheln, bei welchem ebenfalls das larvale und definitive Bewegungsorgan gleichzeitig vorhanden sind und functioniren (Fig. 560 pag. 941). Am Hinterende der Larve kam durch die Erhebung der Mantelfalten schon früh eine Art von Rinne zu Stande (Fig. 578). Diese Gegend bedeckt sich mit einer dichten Wimperung, welche eine besondere Stärke erlangt, wenn hier erst die hintere Mantelöffnung zur Ausbildung kommt (Fig. 579 *A*, *moe*). Dies hängt jedenfalls mit der Communication des Wassers zusammen, welche durch die dem Mantel zukommende Bewimperung in der Mantelhöhle bewirkt wird.

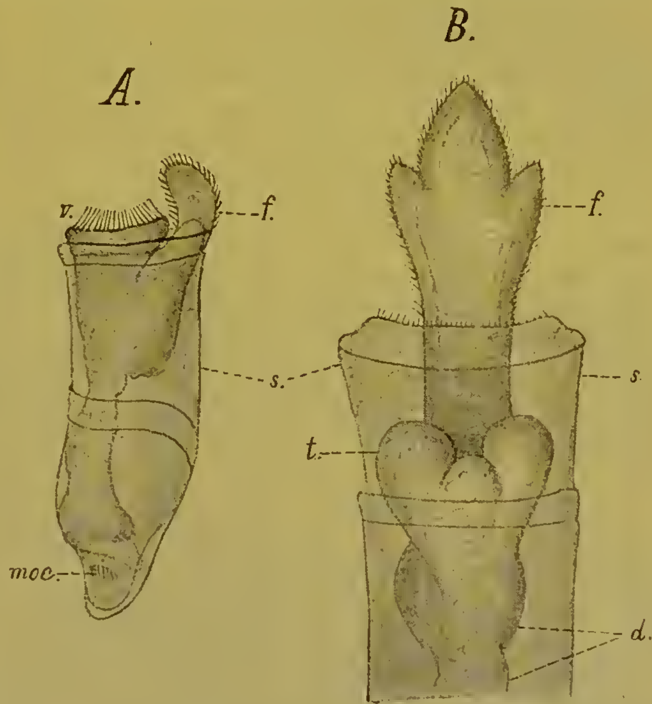


Fig. 579. *A* ältere, in der Metamorphose begriffene Dentaliumlarve. *B* Vordertheil eines jungen Dentaliums (nach Lacaze-Duthiers).
d Darmkanal, *f* Fuss, *moe* hintere Oeffnung des Mantels, *s* Schale, *t* Tentakelanlagen, *v* Velum.

Wie schon erwähnt, liegt vor dem Fusse die Mundöffnung. Hier entstehen die höckerförmigen Erhebungen (Fig. 579 *B*, *t*), welche den Tentakeln ihren Ursprung geben. Nach Lacaze-Duthiers sind es zunächst drei, zwei grössere seitliche und ein kleinerer mittlerer Höcker (Fig. 579 *B*). Durch Verlängerung dieser höckerförmigen Gebilde entstehen die Tentakelfäden, die bekanntlich beim ausgebildeten Thier in grösserer Anzahl vorhanden sind. Wie sie sich zu den Höckern und zur Mundöffnung verhalten, geht aus der gegebenen Darstellung nicht hervor,

doch lässt sich aus dem Verhalten des ausgebildeten Thieres ein Schluss darauf ziehen. Bei diesem liegt der Mund am Vorderende eines zapfenartigen Vorsprunges, welcher zusammen mit den vom Cerebralganglion innervirten Tentakelfäden als Kopfabschnitt des Thieres angesehen worden ist. Die Tentakelfäden gehen von zwei neben dem Munde gelegenen Lappen aus, so dass also auch hier drei Erhebungen vorhanden sind, welche man auf diejenigen der Larve beziehen möchte. Dann würde man in Uebereinstimmung mit den Gastropoden den mittleren Höcker für die Anlage des Mundkegels und die seitlichen für die zwei ursprünglichen Tentakel halten, von denen später die Tentakelfäden entspringen.

Beim ausgebildeten Thier fasst Thiele (Litt. Cap. XXX) die Tentakelfäden ähnlich auf, indem er die beiden Lappen oder Tentakelschilder mit den grossen Fühlern von Haliotis vergleicht, welche mit Zotten besetzt sind. Durch Verlängerung der letzteren würden sich ohne Weiteres ähnliche Gebilde wie die Tentakelfäden ergeben. Ganz neuerdings schliesst sich auch Plate (No. 3) dieser Auffassung an und giebt jenen drei Höckern am Kopf des jungen Thieres ebenfalls die oben besprochene Deutung.

Am Vorderdarm kommt noch während der späteren Stadien des Larvenlebens als eine Aussackung die Radulatasche zu Stande. Gleichfalls noch an der Larve tritt als eine leichte Einsenkung des Ectoderms hinter der Basis des Fusses der After auf. Mit ihr vereinigt sich nach Kowalevsky der entodermale Mitteldarm direct, ohne dass ein eigentlicher ectodermaler Enddarm zur Ausbildung käme.

Weitere Entwicklungsvorgänge, die besonders die Ausbildung der inneren Organe betreffen, sind von Lacaze-Duthiers geschildert worden, doch konnten diese offenbar sehr schwer zu erkennenden Verhältnisse bei dem damaligen Stand der Methoden nur am ganzen Object studirt und deshalb nicht zu vollständiger Klarheit gebracht werden. Wir müssen uns hier mit der gegebenen Darstellung begnügen, welche die wesentlichsten Entwicklungserscheinungen wiedergiebt und verweisen im Uebrigen auf die betr. Originalabhandlung (No. 2).

Litteratur.

1. **Kowalevsky, A.** *Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. Musée Hist. Nat. Marseille Zool. T. I. 1883.*
2. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat. 4e sér. T. VI und VII. 1856 und 1857.*
3. **Plate, L.** *Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Spengel's Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ont. 5. Bd. 1892.*

XXVIII. Capitel.

GASTROPODEN.

Systematik: I. Prosobranchier.

Die Kieme hezw. die Kiemen vor der Herzkammer gelegen; der Vorhof liegt vor der Herzkammer. Pleurovisceralcommissuren gekreuzt.

1. **Diotocardier**, das Herz meist mit 2 Vorhöfen; Niere paarig; Kiemen zweireihig.

A. Zeugobranchier (Rhipidoglossen), Kiemen paarig, das Herz vom Enddarm durchbohrt, Schale geschlitzt.

Haliotis — Fissurella — Pleurotomaria u. a.

B. Azygobranchier, Kieme unpaar; das Herz vom Enddarm durchbohrt.

Turbo, Trochus, Neritina u. a.

C. Docoglossen, Kieme und Vorhof unpaar; das Herz nicht vom Enddarm durchhohrt.

Patella u. a.

2. **Monotocardier.** Herz stets mit einem Vorhof, Niere unpaar, Kieme einreihig. Hierher gehört die hei Weitem grösste Anzahl der Prosobranchier und von denjenigen, deren Entwicklung hier hetrachtet werden soll, alle, mit Ausnahme der vorhergenannten Formen. Wir führen eine Anzahl davon auf:

Janthina — Murex — Buccinum — Purpura — Nassa — Fulgur — Fusus — Fasciolaria — Strombus — Rostellaria — Crepidula — Calyptraea — Vermetus — Bythinia — Paludina — Thyca — Stilifer — Entoconcha u. a.

II. Heteropoden.

Die Lageverhältnisse von Kieme, Herzkammer und Vorhof wie bei der vorigen Abtheilung. Pleurovisceralcommissuren ebenfalls gekreuzt. Der Fuss flossenähnlich entwickelt. Hierher gehören:

Oxygyrus — Atlanta — Pterotrachea — Carinaria — Firoloides.

III. Opisthobranchier.

Der Vorhof liegt hinter der Herzkammer. Pleurovisceralcommissuren ungekreuzt.

1. **Tectibranchier.** Stets mit Schale, die allerdings zuweilen im Schwinden begriffen ist; mit Mantelhöhle und Kieme darin.

Actaeon (Tornatella) — Bulla — Acera — Gasteropteron — Philine — Aplysia — Pleurobranchus — Umbrella.

2. **Nudibranchier.** Ohne Schale, Mantel und ursprüngliche Kieme.

Doris — Chromodoris — Polycera — Doto — Tergipes — Fiona — Elysia — Aeolis.

IV. Pteropoden.

Pelagische Gastropoden, bei denen der Kopf stark zurücktritt und der Fuss flossenförmig entwickelt ist.

1. **Thecosomen**, mit Kalk- oder Knorpelschale, mit Mantel- und Mantelhöhle.

Spirialis — Limacina — Tiedemannia — Cymbulia Cavolinia — Hyalea — Hyalocylis — Styliola — Cleodora — Creseis.

2. **Gymnosomen**, ohne Schale und Mantel.

Clione — Pneumodermon.

V. Pulmonaten.

Hauptsächlich Süsswasser- und Landschnecken, bei denen die Kieme aus der Mantelhöhle geschwunden und letztere durch reiche Versorgung mit Gefässen zu einer „Lunge“ umgewandelt ist. Die Pleurovisceralcommissur ist ungekreuzt.

1. **Onchidien.** Marine bezw. Küstenformen.

Onchidium — Vaginulus.

2. **Basommatophoren.** Wasserpulmonaten. Augen an der Basis der Tentakel.

Limnaeus — Planorbis — Ancylus.

3. **Stylommatophoren.** Landpulmonaten. Augen an der Spitze der Tentakel.

Succinea — Vitrina — Clausilia — Bulimus — Helix — Testacella — Daudebardia — Limax — Arion.

---

1. Ablage und Beschaffenheit der Eier.

Die Gastropoden sind zumeist ovipar. Die Ablage der Eier erfolgt in so verschiedenartiger Weise, dass wir nur eine gedrängte Darstellung dieser Verhältnisse geben und eine Anzahl besonders charakteristischer Fälle herausgreifen können.

Ein höchst primitives Verhalten findet sich bezüglich der Eiablage bei Patella, deren Eier einzeln abgesetzt und, wie es scheint, erst im Seewasser befruchtet werden, da den Patellen Begattungsorgane fehlen. Mit diesen Eiern liess sich in Folge dessen eine künstliche Befruchtung vornehmen (Patten No. 82). Jedes Ei ist von einer ziemlich dicken, radiär gestreiften Hülle umgeben, welche eine trichterförmige Erhebung mit weiter Oeffnung besitzt, die sog. Mikropyle.

Bei fast allen Gastropoden erfolgt die Befruchtung innerhalb des Mutterthieres, und die Eier werden nicht einzeln, sondern zu grösseren oder kleineren Laichmassen vereint abgesetzt. So findet man z. B. die Eier durch eine hyaline Gallertmasse von rundlicher oder länglicher Form mit einander verbunden (Süsswasser-Pulmonaten).[1] Jedes Ei ist innerhalb der Gallertmasse noch von einer glashellen Membran umgeben. Der Laich sitzt an Pflanzen oder anderen Gegenständen fest. Bei marinen Gastropoden, z. B. verschiedenen Opisthobranchiaten, erreicht diese Art von Schneckenlaich einen grösseren Umfang, und wird zu längeren, oft tauartig gewundenen (Aeolis) oder drehrunden Schnüren, die mehrfach auf sich selbst zurückgeschlagen erscheinen (Aplysia). In diesen Schnüren liegen die Eier unregelmässig oder sind in einer, bezw. mehreren Reihen angeordnet. Oft nimmt die Laichmasse Bandform an und rollt sich spiralig ein (Doris, Doto, Pleurobranchus u. a.). Diese Gallertmassen enthalten vielfach eine sehr grosse Zahl von Eiern. Zuweilen nimmt der Laich die Form eines gallertigen Sackes an, welcher mit einem Stiel der Unterlage aufsitzt und 30—40 Eier enthält (Tergipes nach SELENKA No. 114).

In Gallertmassen, und zwar in Form längerer Schnüre, werden auch von den Heteropoden die Eier abgelegt, so von Carinaria, Pterotrachaea, Firoloides nach FOL (No. 31); nur die Atlanten (Atlanta, Oxygyrus) scheinen ihre Eier einzeln, und von einer schleimigen Hülle umgeben, abzusetzen. — Auch die Eier der Pteropoden finden sich in Gallertmassen, welche gewöhnlich schlauchförmig gestaltet sind. Die Eier liegen in grösserer Menge hinter oder auch neben einander in diesen Schläuchen. Seltener erscheint der Laich in Form einer dünnen membranartigen Platte, so bei Creseis aciculata oder wie bei Clione als rundlicher Ballen, der ebenfalls eine grössere Anzahl von Eiern enthält.[2])

Auch bei Fissurella bildet der Laich eine gallertige Masse, welche eine grössere Anzahl von Eiern enthält und an Steine abgesetzt wird. Die Prosobranchier bieten übrigens besonders differente Verhältnisse in Bezug auf die Eiablage dar. Gewöhnlich wird bei ihnen eine grössere oder geringere Anzahl von Eiern in eine verschiedenartig geformte Eikapsel eingeschlossen. Diese enthält ausser den Eiern eine eiweissartige Substanz von flüssiger oder mehr zäher Beschaffenheit, welche dem Embryo als Nahrung zu dienen hat. Dies erinnert an die Verhältnisse bei Oligochäten und Hirudineen (Gnathobdelliden), in deren Cocons ebenfalls mehrere Embryonen in einer Nährsubstanz schwimmen (vgl. pag. 186 und 213). Der Vergleich wird dadurch noch augenfälliger, dass auch bei einigen Prosobranchiern, ähnlich wie dies für die Oligochäten (pag. 186) angegeben wird, nicht alle Eier eines Cocons sich zu Embryonen, bezw. jungen Thieren entwickeln, sondern einige, unter Umständen sogar sehr viele, zu Grunde gehen, und den sich weiter entwickelnden Embryonen zur Nahrung dienen. Bei verschiedenen Prosobranchiern bilden sich alle Eier einer Kapsel zu jungen Thieren heran, bei Fulgur 12—14, bei Nassa 5—15 u. s. f. Bei Purpura flori-

[1]) Genauere Beschreibungen der Laichmassen einheimischer Gastropoden giebt PFEIFFER (No. 88). Eine eingehende Darstellung nebst Litteraturnachweisen über die Eiablage der Gastropoden überhaupt findet sich bei KEFERSTEIN (No. 52) oder ist für die einzelnen Formen den von uns citirten Abhandlungen über die Entwicklung der betr. Gastropoden zu entnehmen.

[2]) Eingehende Angaben über die Eiablage der Pteropoden und auch der Heteropoden finden sich bei FOL (No. 31 und 32).

dana furchen sich zwar alle die zahlreichen. in einer Kapsel enthaltenen Eier, aber verschiedene Embryonen entwickeln sich nicht weiter, sondern zerfallen, und ihre Reste werden von den übrigen Embryonen aufgezehrt. Ebenso verhalten sich, nach Mc Murrich, einige Arten von Crepidula, sowie auch Urosalpinx (nach Brooks). Fasciolaria legt in jede Kapsel etwa 200 Eier ab, von denen aber nur 4—6 zur Entwicklung kommen. Aehnliches scheint für Buccinum undatum zu gelten. Bei Purpura lapillus enthält jede Kapsel 400—600 Eier, wovon sich nur 10—16 zu reifen Embryonen ausbilden (Selenka). Auch die Eikapsel von Neritina fluviatilis beherbergt eine grosse Anzahl Eier (nach Blochmann 70—90), obwohl nur ein einziger Embryo darin zur Ausbildung gelangt (Claparède). Hier theilen sich die unbefruchteten Eier schon bald nach der Bildung der Richtungskörper und zerfallen in unregelmässige Haufen kugliger Plasmacomplexe, was sie von den in Furchung begriffenen Eiern unterscheidet.

Die Gestalt und Structur der Eikapseln ist eine sehr verschiedene. Oft sind die aus einer pergamentartigen Haut bestehenden Kapseln ungefähr kugelförmig, erscheinen wohl auch an der Seite, mit welcher sie an Steine, Muscheln, Schneckenschalen und andere Gegenstände festgeheftet sind, etwas abgeplattet, so bei Neritina. Bei letzterer Form trennt sich der ältere Cocon leicht in zwei halbkuglige Hälften. Zum Entlassen der Brut besitzt die Kapsel zuweilen eine, durch eine zarte Membran verschlossene Oeffnung, welche der Anheftungsstelle gegenüber liegt. Meist findet man mehrere Kapseln zusammen, so bei Buccinum undatum, bei welcher Form durch eine lappenartige Verlängerung der Kapseln eine grosse Anzahl derselben zu einer oft sehr umfangreichen Laichmasse vereinigt werden. Ueberhaupt werden die Kapseln vielfach in grösseren, oft in colossalen Packeten abgesetzt. Zuweilen erscheinen die Kapseln von zwei Seiten zusammengedrückt, und stellen sich bei einer (von Bobretzky beobachteten) Fusus-Art als planconvexe, rundliche Scheiben dar, welche mit der platten Fläche an Ascidien, Muscheln. Spongien u. dgl. befestigt sind. Solche gebogene, blattförmige Kapseln können sich in unregelmässiger Weise über einander häufen und dadurch ebenfalls eine Laichmasse bilden (Fusus antiquus). Blattförmig, oder besser scheibenförmig sind auch die Kapseln von Busycon (Fulgur), welche in Form einer Geldrolle über einander aufgereiht und an einem gemeinsamen Faden befestigt sind. An dem der Befestigungsstelle gegenüber liegenden Punkt sollen auch diese Kapseln eine zum Entlassen der Brut vorgebildete Oeffnung besitzen.

Von der rundlichen Form gehen die Kapseln oft in eine mehr becherförmige Gestalt über, so bei Nassa mutabilis. Sie sitzen hier mit dem schräg abgeschnittenen Ende fest, während das gegenüber liegende spitzere Ende eine Oeffnung trägt, die anfangs durch eine Membran verschlossen ist. Die Oberfläche dieser Kapseln zeigt eine polygonale Zeichnung, welche sich zu leistenartigen bis membranösen Rippen erhebt. Diese Kapseln finden sich zu grösseren Klumpen vereinigt an Tangen. Wurmröhren u. s. f.

Bei verschiedenen Prosobranchiern sitzen die becherförmigen Kapseln, mittelst des in einen Stiel ausgezogenen, verjüngten Endes, gruppenweise der Unterlage auf (Murex). Die Oeffnung des Bechers ist auch hier durch eine deckelartige Membran verschlossen, welche sich öffnet, wenn die Brut zum Ausschwärmen reif ist. Bei Purpura lapillus sind 10—15 solcher, mehr flaschenförmiger Eikapseln von lederartiger

Consistenz, auf einer ähnlich beschaffenen, structurlosen Haut befestigt, welche an Steinen festsitzt. Ganz ähnlich verhält sich Fasciolaria tulipa, bei deren Eikapseln sich der Rand des Bechers noch in eine wellig gebogene Membran fortsetzt. An die Form der letztgenannten Laichmassen lässt sich wohl am besten das merkwürdige Verhalten der vielerwähnten Janthina anschliessen, welche die becherförmigen Eikapseln an ein Floss befestigt, mit dem sie pelagisch herumschwimmt. Das Floss ist ein voluminöser, spindelförmiger Körper, welcher aus ähnlicher Masse wie die Eikapseln gebildet ist und lufthaltige Räume enthält. Er steht durch das eine, zugespitzte Ende mit dem Fuss des Thieres in Verbindung. An seiner Unterseite hängen die Eikapseln. Das Floss kommt auch dem Männchen zu, und die Thiere können sich ohne dasselbe nicht frei schwimmend bewegen, so dass also das Floss nicht nur als ein für die Eiablage wichtiger Apparat anzusehen ist, wenn auch sein Ursprung vielleicht auf eine derartige Weise erklärt werden muss.

Von den im Wasser lebenden Schnecken etwas abweichende Verhältnisse bieten die Landschnecken bezüglich der Eiablage dar. Uebrigens können auch bei ihnen die Eier nur von einer gallertigen, eiweissartigen Substanz umgeben und durch Ausbildung einer nicht sehr starken Haut zu einer perlschnurartigen Laichmasse verbunden (Limax), oder in grösserer Anzahl zu einem Gallertballen vereinigt sein, wie dies bei Onchidium der Fall ist. Bei letztgenannter Form erscheint der Laich etwas complicirter gebaut, indem jedes Ei von einer Eiweissmasse, und diese wieder von einer durchsichtigen, aber resistenten Hülle umgeben ist. Letztere zieht sich an zwei gegenüberliegenden Polen der ovalen Eiweissmasse je in einen Faden aus, welcher sich in die Hülle eines anderen Eies fortsetzt, so dass die Eier des Laichs rosenkranzartig zu einer Kette verbunden sind, welche von der gemeinsamen Gallertmasse umgeben wird. Zumeist erfährt die das Ei umschliessende Eiweissmasse bei den Landschnecken eine stärkere Umhüllung durch Ausbildung festerer Membranen, in welche sich Kalksalze einlagern. Dadurch wird eine mehr oder weniger dicke Kalkschale um das Ei gebildet, die bei unserer Weinbergschnecke bereits eine feste Consistenz erlangt. Die Eier werden gewöhnlich in grösserer Zahl (bei Helix pomatia 60—80) in selbst angefertigte, kleine Erdlöcher abgelegt und darauf wieder mit Erde überdeckt. Auf Bäumen lebende Bulimus-Arten rollen Blätter dütenartig zusammen und legen ihre (übrigens weichschaligen) Eier hinein.

Die Eier der Landpulmonaten erreichen einen ganz bedeutenden Umfang. Schon bei Helix pomatia misst das kugelige Ei 6 mm im Durchmesser. Bei der auf Ceylon lebenden Helix Waltoni erreicht es die Grösse eines Sperlingseies (P. und F. Sarasin No. 102), und bei einigen südamerikanischen Bulimusarten messen die ovalen Eier im Längsdurchmesser 5 cm, werden also grösser als Taubeneier. In Folge ihrer festen, mit glatter Oberfläche versehenen Kalkschale zeigen diese Eier eine grosse Aehnlichkeit mit Vogeleiern, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, dass das eigentliche Ei (der Eidotter) immer sehr klein ist und nur in einer so mächtigen Eiweissmasse innerhalb der Eihülle schwimmt. Während also der Eidotter, bezw. die Eizelle gegenüber dem Umfang des Eies fast verschwindet, füllt der reife Embryo das Ei beinahe vollständig aus. Er hat sich auf Kosten der umgebenden Eiweissmasse so stark vergrössert.

Einige Schnecken üben eine Brutpflege aus. So behalten die an der Unterlage festsitzenden Crepidula-Arten (C. fornicata, plana

und convexa nach Mc Murrich, No. 70) die Eikapseln unter ihrer Schale, indem sie dieselben an Ort und Stelle an der Unterlage befestigen. Die so geschützten Eikapseln sind in Folge dessen nur von zarter Structur. Vermetus befestigt einige Eikapseln direct an der Innenfläche der Schale, und zwar in der Nähe von deren Mündung (Lacaze-Duthiers). Bei anderen, aber verhältnissmässig wenigen Gastropoden läuft die Entwicklung bereits im Innern des mütterlichen Körpers ab. Diese Formen sind also vivipar. Das bekannteste Beispiel hierfür ist Paludina vivipara. Bei ihr entwickeln sich die Eier in dem zu einem Uterus umgewandelten Eileiter bis zur Gestalt des ausgebildeten Thieres. Dabei erinnert die Ausbildung, welche das Ei erlangt, noch ganz an die bei anderen Prosobranchiern obwaltenden Verhältnisse. Dasselbe ist nämlich von einer ziemlich voluminösen Eiweissschicht umgeben, welche von einer in einen gedrehten Stiel ausgehenden Membran umhüllt wird, so dass also noch eine Art von Cocon vorhanden ist. Gewöhnlich liegt nur ein Ei innerhalb dieser Hülle, zuweilen finden sich aber auch zwei darin (Leydig No. 68), wodurch die Aehnlichkeit mit den Eikapseln anderer Prosobranchier noch verstärkt wird. Wie bei Paludina, entwickeln sich auch bei einigen Arten von Melania die Embryonen im Uterus, und werden erst abgelegt, wenn sie sich zu vollständigen Schnecken ausgebildet haben.

Wie die erwähnten Prosobranchier, sind auch einige Pulmonaten lebendig gebärend, bei denen dann ebenfalls die Entwicklung in dem zum Uterus umgewandelten Eileiter erfolgt. So verhalten sich einige Arten von Clausilia, Pupa, Helix und Vitrina. Ueberhaupt findet man, dass nahe verwandte Arten bezüglich ihrer Fortpflanzungsweise starke Differenzen aufweisen, indem die einen ovipar, die anderen vivipar sind (P. und F. Sarasin, No. 102).

Das eigentliche Ei der Gastropoden ist, wenn auch nicht besonders voluminös, so doch ziemlich reich an Dotter, welcher oft gelb, zuweilen anders (bei Patella blaugrün) gefärbt ist, und das Ei vielfach ganz undurchsichtig macht. Oft lässt sich ein heller, protoplasmatischer von einem mit Dotter belasteten opaken Abschnitt am Ei unterscheiden, wodurch die Differenz zwischen animalem und vegetativem Pol gegeben ist (Fig. 580 *A* und *B*).

Der Dotterreichthum ist bei einigen Gastropodeneiern geringer, bei anderen wieder grösser; als Extreme nennen wir z. B. Paludina auf der einen, Nassa und Fusus auf der anderen Seite. Das Ei selbst pflegt von einer hellen Eiweissmasse umgeben zu sein, welche ihrerseits wieder von einer glashellen Hülle umschlossen wird. Dass auch noch weitere Hüllen hinzukommen, und mehrere Eier von einer gemeinsamen Kapsel umschlossen werden können, wurde bereits oben gezeigt.

2. Die Furchung bis zum Auftreten der Keimblätter.

Trotz des grossen Formenreichthums der Gastropoden und der differenten Ausbildung der einzelnen Zweige zeigt die Furchung der Eier eine grosse Uebereinstimmung, und auch da, wo sie von der gewöhnlichen Form abzuweichen scheint, lässt sie sich doch wieder auf dieselbe zurückführen. In dieser Beziehung finden wir also ähnliche Verhältnisse, wie bei den Lamellibranchiaten, doch weicht der Gang der Furchung selbst von der für die letztgenannten Formen geschilderten ab. Die

Furchungserscheinungen sind bei einer grossen Anzahl von Gastropoden studirt worden und können daher als ziemlich genau bekannt angesehen werden. Schon im Jahre 1850 wurde die Furchung der Gastropodeneier in einer für damalige Zeit recht vollkommenen Weise durch Warneck (No. 130) dargestellt. Später sind diese Untersuchungen durch eine Reihe anderer Forscher weitergeführt worden, aus der wir nur die Namen von Fol, Bobretzky, Rabl, Mark, Blochmann hervorheben, und bezüglich der übrigen auf das beigegebene Litteraturverzeichniss hinweisen.

Die Furchung ist, soweit bis jetzt bekannt, bei allen Gastropoden eine totale, die anfangs äqual sein kann, aber schon sehr bald zu einer inäqualen wird. Durch eine meridionale Furche, welche unter den Richtungskörpern einschneidet, wird in vielen Fällen das Ei in zwei ungefähr gleich grosse Blastomeren zerlegt (Fig. 580 *A*). Eine zweite ebenfalls meridionale Furche trennt das Ei in vier Blastomeren von ungefähr gleichem Umfang (*B*, *I—IV*). Diese vier Zellen lagern sich bald derart, dass zwei von ihnen sich berühren, die beiden anderen aber von einander durch diese beiden Blastomeren getrennt sind (Fig. 588 *A*, pag. 1002). In der Berührungslinie der beiden Blastomeren lässt sich bereits die Queraxe des künftigen Embryos erkennen, während die darauf senkrechte Ebene der Sagittalebene desselben entspricht. Es sind also die Axenverhältnisse schon in sehr früher Zeit festgelegt, ähnlich wie dies auch für andere Formen schon festgestellt wurde.

Von den vier Furchungszellen schnüren sich durch eine Aequatorialfurche vier kleinere Zellen ab, so dass der Embryo jetzt aus 4 Makro- und 4 Mikromeren besteht (Fig. 580 *C*, *I—IV* und *I'—IV'*), welche letztere am animalen Pol liegen. Die Grössendifferenz dieser Blastomeren ist bei den verschiedenen Gastropoden eine ziemlich bedeutende. Bei Patella z. B. stehen die Mikromeren den Makromeren nicht sehr erheblich an Umfang nach (Patten No. 83). Aehnliches gilt für Paludina (Blochmann No. 7), während bei Fulgur die Mikromeren gegen die sehr dotterreichen Makromeren fast verschwinden (Mc Murrich No. 70). Für diese Verhältnisse dürfte der Dottergehalt der Eier massgebend sein.

Im Fortgang der Furchung entstehen vier weitere Mikromeren (*D*, *I''—IV''*), ebenfalls von den Makromeren aus. Derselbe Vorgang wiederholt sich noch einmal; überhaupt ist es für viele Gastropoden charakteristisch, dass drei Generationen von Mikromeren aus den Makromeren hervorgehen, doch gilt dies nicht für alle Formen. Die Kernspindeln in den Makromeren der Fig. 580 *E* zeigen die Vorbereitung der dritten Theilung an. Unterdessen haben sich die bisher gebildeten Mikromeren schon weiter vermehrt, oder dies tritt erst später ein. Bei Neritina theilen sich nach Blochmann zuerst die mittleren Mikromeren (*I'—IV'* und 1—4), während bei Planorbis die jetzt den Embryo zusammensetzenden zwölf Furchungskugeln ziemlich gleichzeitig in je zwei Zellen zerlegt werden (Rabl). Damit würde bereits ein Stadium von 24 Zellen erreicht sein, welches übrigens auch in der Fig. 580 *E* schon vorbereitet ist, wie die Kernspindeln in *I—IV* und *I''—IV''* andeuten. Die Makromeren verlieren durch diese letzte

[1]) Diese Auffassung dürfte vielleicht eine Modification erfahren; so nimmt Conklin (No. 25) für Crepidula an, dass die erste Furche der Queraxe entspricht und das Ei in eine vordere und hintere Hälfte theilt, während die zweite Furche in der Längsaxe liegt und die Trennung des Eies in eine rechte und linke Hälfte bezeichnet. Aehnlich scheint es sich bei anderen Formen zu verhalten. Man vgl. hierzu auch die pag. 1021 gegebene Auffassung der Axenverhältnisse in etwas späteren Stadien des Embryos.

Theilung bedeutend an Umfang (Fig. 580 *H*), oder bleiben auch, wie dies in den häufigeren Fällen sich verhält, noch längere Zeit als besonders voluminöse Zellen erhalten (*F* und *G*), und die von ihnen aus entstandenen Mikromeren rücken gegen den animalen Pol hin. Die Vermehrung der letzteren schreitet weiter fort und führt zur Bildung einer Kappe von kleineren Zellen, welche den Makromeren aufliegt (*F* und *G*, *ect*).

Recht auffällig ist die grosse Uebereinstimmung der verschiedenen Furchungsstadien bei den Gastropoden mit denjenigen der Turbellarien,

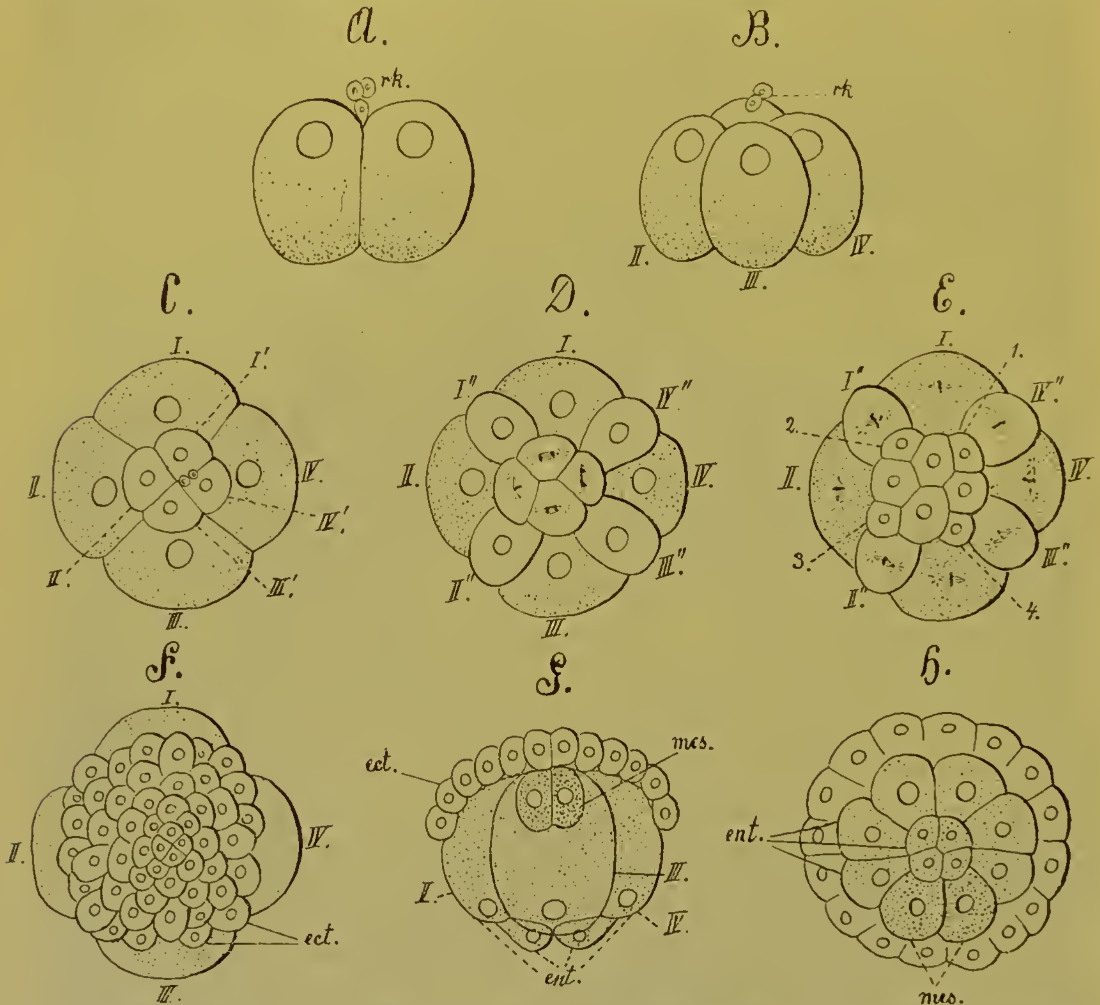


Fig. 580. *A—H* Schema zur Erläuterung der Furchung und Keimblätterbildung bei den Gastropoden (hauptsächlich nach RABL und BLOCHMANN).

A und *B* von der Seite, *C—F* vom animalen Pol, *H* vom vegetativen Pol aus gesehen, *G* ist als optischer Durchschnitt gedacht.

I—IV bezeichnen die grossen Furchungskugeln, von denen sich nach und nach die kleineren (*I'—IV'*, *I''—IV''*) abschnüren, *1—4* Mikromeren, welche von *I'—IV'* aus entstehen.

ect Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *rk* Richtungskörper.

wie ein Vergleich der Fig. 580 mit Fig. 75, pag. 105 lehrt. Besonders tritt dies in den Stadien Fig. 580 *C—E* hervor, doch zeigen auch die späteren Stadien *F* und *G* eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Turbellarien (Fig. 75 *F* und *E*). Der radiäre Bau erstreckt sich hier (bei den Gastropoden) freilich nicht so weit und lässt sich mit dem des Polycladen-

embryos nicht direct vergleichen, weil die letzteren Zellen als Anlage des Mesoderm sangesehen werden (Fig. 75 *C* und *E*), welche hier ectodermaler Natur sind. Uebrigens ist die radiäre Gestaltung in beiden Fällen nur eine scheinbare, da sich sowohl bei den Turbellarien wie auch bei den Gastropoden schon in sehr früher Zeit die Körperaxen feststellen lassen. In ähnlicher Weise könnte man auch bei den Furchungsstadien vieler anderer Thierformen von einem radiären Bau sprechen. Die radiäre Gestaltung des jungen Gastropodenembryos wird zudem durch das Auftreten der bilateralen Mesodermanlage sehr bald gestört. Freilich ist auch angegeben worden (Manfredi, No. 72), dass an dem erst aus 8 Blastomeren bestehenden Keim bei Aplysia das Mesoderm in Form von vier Zellen (durch Theilung der vier Mikromeren!) entstände, und dies würde natürlich die Uebereinstimmung mit den Turbellarien noch verstärken, doch zeigt die von jenem Autor geschilderte Bildungsweise des Mesoderms mit dem Verhalten anderer Gastropoden so wenig Uebereinstimmendes, dass man sie für ganz unwahrscheinlich halten muss. Uebrigens sah Blochmann, der die Entwicklung von Aplysia gleichzeitig untersuchte, nichts von diesem Vorgang, und Mazzarelli, welcher ganz neuerdings Beobachtungen über denselben Gegenstand machte, schildert die Mesodermbildung in einer ganz anderen Weise, obwohl man wohl auch hier vermuthen darf, ähnliche Verhältnisse wie bei anderen Gastropoden anzutreffen.

Die Anlage der Keimblätter erfolgt, ähnlich wie bei den Amphineuren und Lamellibranchiaten, in sehr früher Zeit. Bei Planorbis theilt sich nach Rabl das hintere der beiden an einander stossenden Makromeren in zwei Zellen, von denen die kleinere nach der Mitte rückt. Die anderen drei Makromeren geben ebenfalls eine solche kleine Zelle nach der Mitte zu ab, so dass jetzt vier kleine Entodermzellen vorhanden sind (Fig. 580 *H*). Sodann theilt sich das hintere Makromer in zwei ungefähr gleich grosse Zellen (*H*, *mes*) und auch die übrigen Makromeren theilen sich (*H*, *ent*). Bei Neritina vollzieht sich der Vorgang in ähnlicher Weise, nur ist der Umfang und die Lagerung der betr. Zellen etwas verschieden (Fig. 580 *G mes* und *ent*). Auch bei Crepidula und Umbrella (Fig. 588 *B*, pag. 1002) entspringt von dem hinteren Makromer eine Zelle, welche sich ebenfalls in zwei theilt. Dies sind die Urmesodermzellen, welche entweder schon ihrer Entstehung nach in der primären Leibeshöhle liegen (*G*), oder erst später in diese gedrängt werden, wo sie, wie bei Planorbis, in der Continuität der grossen Zellen gelegen waren (Fig. 580 *H*). Eine Furchungshöhle kommt zuweilen erst auf diesem Entwicklungsstadium durch Abheben der Mikromerenschicht von den Makromeren zu Stande, oder sie ist bereits früher gebildet worden, so dass schon vor dem, in Fig. 580 *H* vom vegetativen Pol dargestellten Stadium der Embryo von Planorbis eine Blastula mit einer, am vegetativen Pol stark verdickten Wandung darstellt. Während im ersteren Falle der Anfang zur Bildung einer epibolischen Gastrula gemacht ist (*G*), oder diese beim Ausbleiben der Abhebung der Mikromeren von den Makromeren auch wirklich erreicht wird, findet beim Auftreten einer ziemlich umfangreichen Furchungshöhle später eine Invagination statt. Die Keimblätter können aber auch in diesem letzteren Falle schon vorher angelegt sein. Von den Makromeren trennen sich zunächst am vegetativen Pol einige kleinere Zellen ab (*G* und *H*, *ent*), welche zusammen mit den Makromeren die Anlage des Entoderms repräsentiren. Somit sind bereits alle drei Keimblätter vorgebildet: das aus den Mikromeren hervorgehende Ectoderm, das Entoderm, welches durch die Makromeren und ihre letzten Derivate repräsentirt wird, und endlich

das erst durch zwei (ebenfalls von den Makromeren aus entstandene) Zellen vertretene Mesoderm.

Die Bildung der Keimblätter verläuft durchaus nicht bei allen Gastropoden in der geschilderten Weise, sondern es sind in dieser Beziehung weit gehende Differenzen vorhanden, welche übrigens zum Theil schon ihren Ausdruck in gewissen Abweichungen des Furchungsmodus finden. Es wurde bereits erwähnt, dass solche Abweichungen trotz der im Ganzen sehr starken Uebereinstimmung der Furchungserscheinungen bei den Gastropoden doch vorkommen. Der Furchungsmodus, wie er oben im Allgemeinen dargestellt wurde, gilt mit geringen Modificationen für viele Gastropoden, von denen wir nur einige als Vertreter der verschiedenen Abtheilungen nennen, so z. B. unter den Prosobranchiern: Fissurella (No. 12), Crepidula (No. 24 und 25), Neritina (No. 7), Bythinia (No. 91, 101 und 28), Vermetus (No. 99), Fusus (No. 11), [Entoconcha No. 76], unter den Heteropoden: Firoloides und Pterotrachea (No. 31), unter den Pulmonaten: Planorbis (No. 91), Limnaeus (No. 130 und 131), Limax (No. 130 und 73), Onchidium (No. 51), unter den Opisthobranchiern: Doto (No. 91), Ercolania (No. 124), unter den Pteropoden: Cavolinia, Cymbulia (No. 32), Clione (No. 55).

Wohl hauptsächlich durch den zunehmenden Dottergehalt der Eier bedingt, sieht man gewisse Modificationen in der Furchung eintreten, was

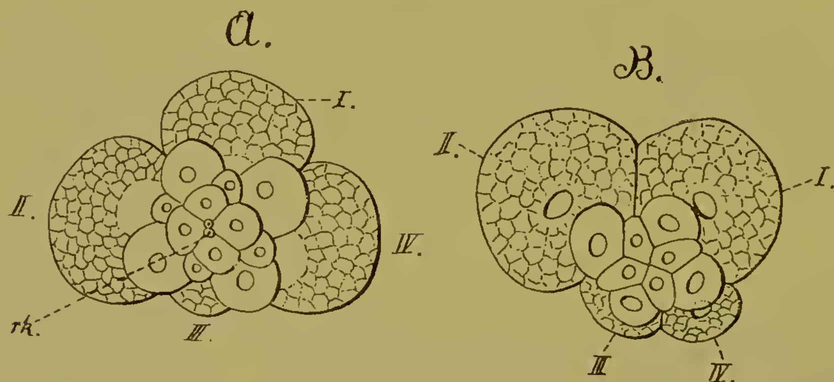


Fig. 581. *A* und *B* ein Furchungsstadium von Cavolinia tridentata und Aplysia limacina (nach Fol und Blochmann).
I—IV die vier Makromeren, darüber die Mikromeren und die Richtungskörper *(rk)*.

sich besonders in dem Grössenverhältniss der Makromeren zu erkennen giebt. So tritt bei Cavolinia und Cymbulia eines der vier Makromeren an Grösse bedeutend zurück, obwohl im Uebrigen die Furchung ein ganz ähnliche, wie die im Allgemeinen geschilderte ist (Fig. 581 *A*). Bei Aplysia unterscheiden sich im vierzelligen Stadium zwei Blastomeren durch ihren weit geringeren Umfang von den anderen, eine Differenz, welche auch auf den folgenden Stadien in gleicher Weise zu erkennen ist (Fig. 581 *B*). Obwohl sich die beiden kleineren Zellen des Vierstadiums zunächst noch erkennen lassen (*B*, *III* und *IV*), treten in der späteren Entwicklung nur zwei Makromeren besonders hervor und bleiben bis zur Umwachsung durch die Mikromeren (epibolische Gastrulation) deutlich erhalten (Ray Lankester Cap. XXVI., Litt. No. 29), Manfredi No. 72, Blochmann No. 8). Aehnlich wie Aplysia verhält sich ein anderer Opisthobranchier, Acera (nach Rabl No. 91).

In einer recht auffälligen Weise sollen die ersten Furchungsstadien bei Nassa mutabilis verlaufen (nach Bobretzky No. 11). An dem dotterreichen Ei dieser Form sondert sich bereits bei Beginn der ersten Theilung eine umfangreiche, braungefärbte Kugel von den zwei durch Einschneiden einer Meridionalfurche entstehenden Blastomeren ab (Fig. 582 *A*). Diese Kugel enthält keinen Kern, sondern wird nur durch Dottermaterial gebildet. Die ersten Blastomeren sitzen dieser Kugel also gewissermaassen wie eine Keimscheibe auf, nur dass der Dotter hier noch keinen sehr grossen Umfang erlangt hat. Dieser Zustand schwindet übrigens bald, indem die Dotterkugel mit einem der Blastomeren wieder verschmilzt (Fig. 582 *B*); er wird jedoch im Stadium der Viertheilung abermals her-

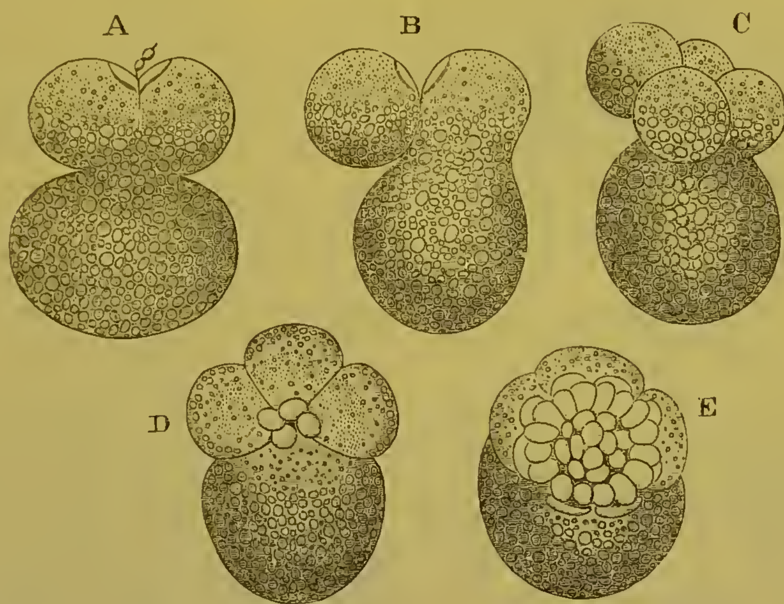


Fig. 582. *A—E* Furchungsstadien von Nassa mutabilis (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

A—C Bildung der Makromeren, denen in *D* vier, in *E* eine grössere Menge von Mikromeren aufliegen.

gestellt (*C*). Die auf dieser Stufe von den Blastomeren gesonderte Dotterkugel vereinigt sich sodann nochmals mit einer der Furchungskugeln, und so kommt es, dass das Stadium der Achttheilung (*D*) keine wesentliche Verschiedenheit von dem gewöhnlichen Verhalten (Fig. 580 *C*) erkennen lässt; allerdings ist eines der Makromeren besonders umfangreich, da in ihm die grösste Masse des Dotters angehäuft ist. Die weitere Furchung scheint in regelmässiger und in ähnlicher Weise, wie früher geschildert wurde, zu verlaufen. Schliesslich liegt auch hier den vier Makromeren eine grössere Anzahl von Mikromeren scheiben- oder kappenförmig auf (Fig. 582 *E*). Später ist es bei Nassa die eine grosse Zelle, welche sich vor den übrigen besonders auszeichnet. Während diese sich weiter theilen, bleibt sie in Folge ihres Dotterreichthums zunächst ziemlich unverändert erhalten. Sie stellt eine Art von Nahrungsdotter dar, wie er in weit extremerer Weise bei den Cephalopoden wiedergefunden wird.

Das Ueberwiegen eines Makromers gegen die drei anderen ist in auffallender Weise auch bei Purpura (Selenka No. 115) und bei Urosalpinx (Brooks No. 17, Conklin No. 24) zu bemerken, welche Formen

in der Entwicklung wohl ähnliche Verhältnisse wie Nassa darbieten dürften.

3. Die Bildung der Keimblätter.

Schon bei Betrachtung der Furchungserscheinungen wurde des ersten Auftretens der Keimblätter bei einigen Formen gedacht, doch verläuft die Bildung derselben bei anderen Formen in ziemlich differenter Weise, und wird für noch andere von den Autoren so abweichend dargestellt, dass wir ihr eine besondere Betrachtung widmen müssen.

Die Gastrulation. Entsprechend dem verschiedenartigen Verlauf der Furchung ist auch das Resultat ein verschiedenes. Im einfachsten Fall, wie z. B. bei Planorbis und Patella, entsteht eine Blastula mit einer noch verhältnissmässig weiten Furchungshöhle (Fig. 583). Der vegetative Pol der Blastula wird durch die Makromeren gebildet und erscheint in Folge dessen stark verdickt. Bei eintretender Vermehrung der grossen Zellen (Fig. 580 *H*, *ent*) erfolgt (nach schon vorhergegangener Differenzirung des Mesoderms) die Einstülpung derselben, d. h. es wird eine Invaginationsgastrula gebildet (Planorbis, nach Rabl). Bei Patella hingegen findet vom vegetativen Pol der Blastula aus eine höchst umfangreiche, solide Einwucherung der grossen Zellen statt (Fig. 590, pag. 1006, an welcher erst etwas später die Differenzirung des Mesoderms, und noch später die Bildung der Urdarmhöhle erfolgt (Patten No. 83).

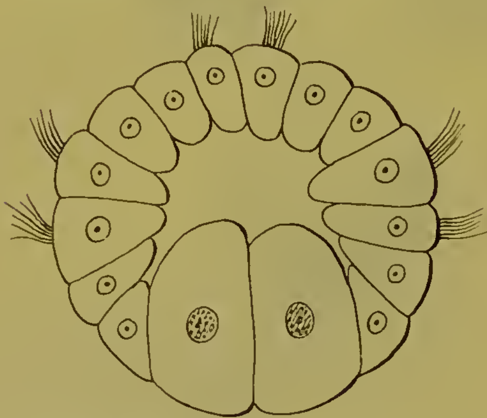


Fig. 583. Blastulastadium von Patella (nach Patten).
Der Wimperschopf (am Scheitelpol) und der Wimperkranz sind bereits angedeutet.

Bei einigen Gastropoden, wie bei Bythinia und Limnäus, ist zwar anfangs eine Furchungshöhle vorhanden, doch schwindet dieselbe bald, wenn die Blastula eine Abplattung erfährt, die Makromeren sich zur Einstülpung vorbereiten und die Mikromeren, gegen den vegetativen Pol vorschreitend, über das schon gebildete Mesoderm und einen Theil des Entoderms hinwachsen (Ray Lankester No. 63, Wolfson No. 131, Erlanger No. 28). In ähnlicher Weise verläuft die Gastrulation bei Paludina, mit dem Unterschied allerdings, dass bei dieser Form die Furchungshöhle von Anfang an sehr klein ist, und das Mesoderm erst später erkennbar wird (vgl. pag. 1014, Bütschli No. 18). Auch bei den Heteropoden (Firoloides und ähnlich bei Carinaria) entsteht aus einer mehr oder weniger abgeplatteten Blastula mit spaltförmigem Blastocöl, die sich aus kleinen Zellen am animalen und grossen Zellen am vegetativen Pol zusammensetzt (Fig. 584 *A*), durch einen ähnlichen Vorgang die Gastrula (Fig. 584 *B*). Bei beginnender Gastrulation und während derselben ist die Furchungshöhle nur schwach entwickelt, oder tritt sogar fast ganz zurück, später aber weitet sie sich durch Ausdehnung des Ectoderms bedeutend aus. Auch die Urdarmhöhle ist umfangreich (Fig. 584 *C*.

und so stellt der Urdarm einen weiten Sack dar (Fol No. 31). Die betreffenden Stadien sind denen von Paludina ähnlich.

Durch die theilweise Umwachsung der Makromeren seitens des Ectoderms, wie sie bei den letztgenannten Formen vorkommt, ist bereits der Uebergang zur epibolischen Gastrula angedeutet, welche letztere bei den Pteropoden (Cymbulia, Clione) in einem frühen Stadium wirklich gebildet wird. Die Furchungshöhle ist entweder nur andeutungsweise vorhanden, oder sie wird gänzlich reducirt. Dann liegt die dünne Schicht der Ectodermzellen dem Entoderm dicht an (Fig. 585 *A*). Aber selbst hier findet noch eine Einstülpung statt. Die mittleren Entodermzellen schieben sich nach oben, die Ectodermschicht wächst dabei noch weiter gegen den vegetativen Pol vor, indem sie den Blastoporus verengert, und so geht die epibolische Gastrula in das Bild einer Invaginationsgastrula über

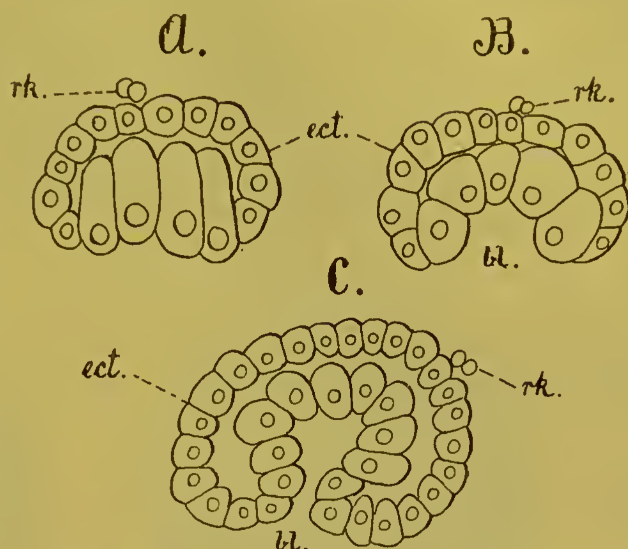


Fig. 584. *A—C* Embryonen von Firoloides desmaresti im Stadium der Gastrulabildung (nach Fol).
bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *rk* Richtungskörper.

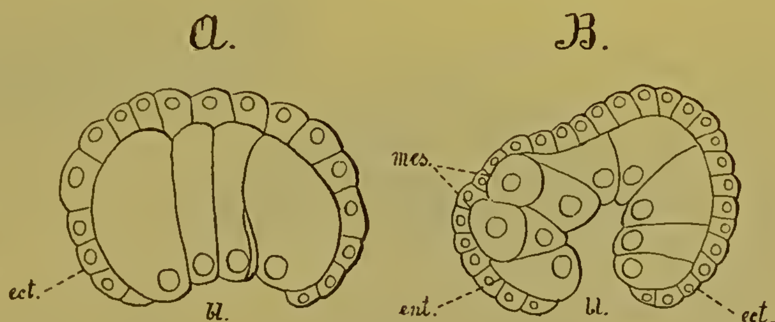


Fig. 585. *A* u. *B* Embryonen von Clione limacina im Stadium der Keimblätterbildung (nach Knipowitsch).
bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm.

(Fig. 585 *B*). Aehnliches wurde bereits für die Lamellibranchiaten, speciell Ostrea beschrieben (vgl. pag. 929).

In Form einer epibolischen Gastrula, d. h. durch Umwachsung der Makromeren seitens der Mikromeren, legen sich die primären Keimblätter bei Fusus (Bobretzky No. 11), Aplysia (Blochmann No. 8), Crepidula (Conklin No. 24) und Vermetus (Salensky No. 99) an. Das Ectoderm umgiebt in einer dünnen Schicht die dotterreichen Makromeren, von denen sich später, zumeist am vegetativen Pol, also in der Nähe des Blastoporus, kleinere Zellen ablösen, welche die erste Andeutung des Mitteldarmes repräsentiren. Bei Neritina bilden sich diese Zellen schon frühe, ehe noch die Umwachsung der Makromeren so weit erfolgt ist (Fig. 580 *G. ent*). Nach Blochmann's Angabe (No. 7) rücken die

kleineren Entodermzellen unter der Ectodermlage gegen den animalen Pol hin und bilden hier über den Makromeren eine Art Kappe (Fig. 586). Dadurch entsteht ein Urdarm, welcher zum Theil von kleineren Entodermzellen, zum Theil von den Makromeren gebildet wird. Neritina schliesst sich somit mehr den früher betrachteten Formen an, bei welchen sich ein Uebergang von der epibolischen zur Invaginationsgastrula findet. Anfangs liegt den umfangreichen Makromeren eine Kappe von Mikromeren auf, etwa so wie in Fig. 580 *F* und *G*, doch tritt zwischen Mikro- und Makromeren bereits eine Furchungshöhle auf. Mit dem Fortschreiten der Umwachsung bildet sich der Urdarm aus, wenn auch in einer, von dem gewöhnlichen Modus abweichenden Weise.

Auch bei Urosalpinx, Fulgur, Purpura und Nassa findet die Gastrulation durch Epibolie statt (Brooks No. 17, Mc Murrich No. 70, Bobretzky No. 11), doch sind ausserdem bei diesen Formen durch den grossen Dotterreichthum der Eier noch andere abweichende Verhältnisse in der Keimblätterbildung bedingt. Es wurde schon früher gezeigt, dass bei der am besten studirten Nassa mutabilis, ähnlich wie bei Uro-

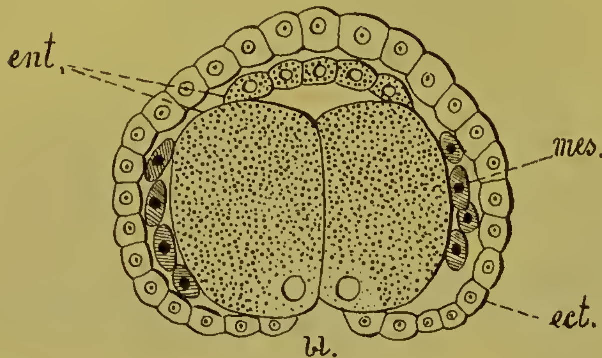


Fig. 586. Embryo von Neritina fluviatilis im optischen Schnitt (nach Blochmann).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm *mes* Mesoderm.

salpinx und Purpura, ein besonders dotterreiches Makromer die übrigen an Umfang weit übertrifft (Fig. 582 *D*). Die Schicht der Mikromeren liegt den Makromeren in Form einer Scheibe oder Kappe auf (Fig. 582 *E*). Wenn die Mikromeren gegen den vegetativen Pol vorwachsen, nehmen auch die drei kleineren Makromeren an dieser Lagenveränderung Theil. Sie vermehren sich dabei (Fig. 587 *B*, *hy*). Schliesslich werden diese Zellencomplexe, welche die Anlage des Mitteldarmes darstellen, immer mehr gegen den vegetativen Pol verschoben (Fig. 587 *C* und *D*). Sie kleiden eine Höhle aus, welche dem Lumen des späteren Mitteldarmes entspricht. Es sind die protoplasmatischen Theile der Makromeren, welche zunächst zur Bildung des Mitteldarmepithels verwendet werden; das Uebrige bildet eine Art von Nahrungsdotter, welchem die Zellen der Keimblätter ähnlich wie eine Keimscheibe aufliegen (Fig. 587 *B*). Soweit man aus der Darstellung von Brooks (No. 17) ersehen kann, scheinen auch bei Urosalpinx ganz ähnliche Verhältnisse bezüglich der Entodermbildung vorzuliegen. Als eine Art von Nahrungsdotter erscheinen übrigens auch schon jene vier, bezw. zwei Makromeren, wenn sie einen so beträchtlichen Umfang annehmen, wie z. B. bei Fusus, Vermetus, Aplysia u. a.

Das Mesoderm. Gelegentlich der Besprechung der Furchungserscheinungen wurde erwähnt, dass das mittlere Keimblatt bereits sehr früh zur Anlage kommt. Bei Planorbis liefert das hintere der vier Makro-

meren die beiden Urmesodermzellen, wie schon oben (pag. 995) gezeigt wurde. Dieselben werden bald in die Furchungshöhle gedrängt, und durch ihre Vermehrung entstehen die beiden Mesodermstreifen. Aehnlich liegen (nach Knipowitsch No. 55) wohl die Verhältnisse bei den Pteropoden (Clione). Hier sollen übrigens durch Theilung eines der vier Makromeren zwei Zellen entstehen, welche bald in's Innere gedrängt werden. Diese beiden symmetrisch gelagerten Zellen bezeichnen ebenfalls das Hinterende. Knipowitsch vermuthet, dass bei denjenigen Pteropoden, bei welchen nach Fol das eine Makromer bedeutend kleiner ist (Fig. 581 *A*, *III*), dieses die Urmesodermzellen liefert. Jede der beiden, durch Theilung des Makromers entstehenden Zellen theilt sich bei Clione wieder in zwei grosse Zellen (Mesoblasten, Fig. 585 *B*, *mes*),

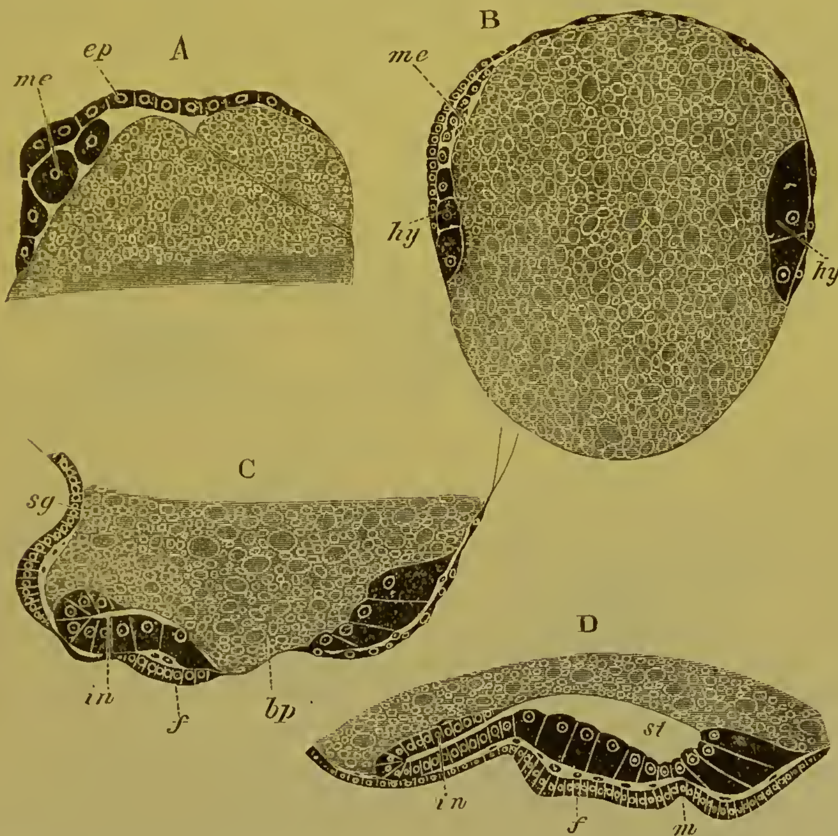


Fig. 587. *A—D* Längsschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien von Nassa mutabilis (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

bp Blastoporus, *ep* (Epiblast) Ectoderm, *f* Fussanlage, *hy* (Hypoblast) Entoderm, *in* Mitteldarmepithel, *m* Mundöffnung, *me* Mesoderm, *sg* Schalendrüse, *st* Lumen des Mitteldarmes.

welche nun eine ganz symmetrische Lage am Hinterende einnehmen und durch fortgesetzte Vermehrung kleinere Zellen aus sich hervorgehen lassen.

Durch die Differenzirung des Mesoderms wird die scheinbar radiäre Gestaltung des Keimes, welche an den Furchungsstadien in so auffälliger Weise hervortritt (Fig. 580 *C—E*), stark modificirt, und mit dem Auftreten der beiden Mesodermzellen erhält der Keim einen völlig bilateral symmetrischen Bau (Fig. 580 *H*). Dies gilt für Planorbis, und ein ähnliches Verhalten zeigt auch Bythinia. Wie bei Planorbis entstehen bei dieser Form die Urmesodermzellen aus dem hinteren Blasto-

mer, welches als Entomesodermzelle anzusehen ist, d. h. es theilt sich in zwei Zellen, von denen die eine an dem Platze des hinteren Makromers liegen bleibt, die andere aber ein wenig in der Richtung nach vorn verschoben wird. Diese letztere Zelle theilt sich in zwei Zellen, und zwar so, dass dieselben neben einander liegen. So entstehen die beiden Urmesodermzellen (v. ERLANGER No. 28). In ähnlicher Weise entsteht das Mesoderm bei Crepidula (CONKLIN No. 24) und Neritina (BLOCHMANN No. 7), nur werden hier einige, übrigens kaum beträchtliche Modificationen dadurch hervorgerufen, dass die Gastrulation in Folge des grossen Umfangs der Makromeren durch Epibolie erfolgt, oder sich doch dieser Form der Gastrulation bedeutend nähert. Bei Neritina löst sich von dem hinteren Makromer eine Zelle ab, welche durch Theilung die beiden Urmesodermzellen entstehen lässt (Fig. 580 *G*). Recht deutlich lassen sich diese Verhältnisse an den von HEYMONS untersuchten Eiern eines Opisthobranchiers (Umbrella) erkennen (Fig. 588). Auch hier entsteht durch Theilung des hinteren Blastomers eine kleinere Entoderm-

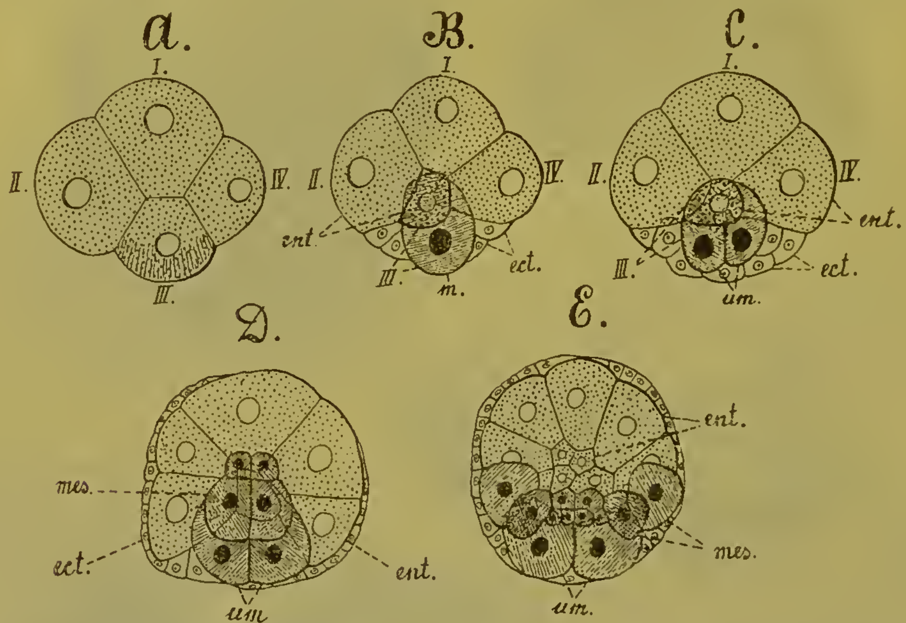


Fig. 588. *A—E* Einige Stadien aus der Furchung und Keimblätterbildung von Umbrella (nach noch nicht veröffentlichten Untersuchungen von R. HEYMONS).

A zeigt die vier Makromeren, *B* die Theilung der Entomesodermzelle, *C* die Bildung der Urmesodermzellen, *D* und *E* die Bildung der Mesodermstreifen.

I—IV die 4 Makromeren, bezw. deren Derivate, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *m* die Stammzelle des Mesoderms, *mes* Mesoderm, *um* die Urmesodermzellen.

und grössere Mesodermzelle (*A* und *B*). Letztere theilt sich in die beiden Urmesodermzellen (*C*), welche bald die beiden bilateral gelagerten, aus wenigen grossen und einigen kleineren Zellen gebildeten Mesodermstreifen aus sich hervorgehen lassen (*D* und *E*). Die von den letzterwähnten Formen geschilderte Art der Entstehung des Mesoderms von dem hinteren Makromer aus dürfte den gewöhnlichsten Modus der Mesodermbildung bei den Gastropoden darstellen.

Weit stärkere Modificationen scheinen in der Bildung des Mesoderms bei denjenigen Formen obzuwalten, welche wie Nassa, ausserordentlich dotterreich sind, und doch scheint es uns, als ob man die, für die letztere Form geschilderte Entstehung des Mesoderms (BOBRETZKY No. 11) auf

die zuvor besprochenen Modalitäten der Mesodermbildung zurückführen könne. An Schnitten durch ein solches Stadium der Eier von Nassa, wie es durch Fig. 582 *E* dargestellt wird, bemerkt man unter einer Decke kleinerer Zellen einige grössere, welche in die Furchungshöhle vorspringen. Die vorspringenden Parthien trennen sich ab und liefern einige ziemlich umfangreiche Zellen, welche nunmehr in der Furchungshöhle liegen. Dies sind die ersten Mesodermzellen, und da die Zellen, von denen sie sich abschnürten, wohl einem der kleineren Makromeren entsprechen (Fig. 582 *E*), so hat das Mesoderm einen ähnlichen Ursprung, wie in den vorher betrachteten Fällen. Die weniger grossen, zu Anfang vorhandenen Mesodermzellen theilen sich bald weiter (Fig. 587 *A*), und liefern wohl auch hier eine Art von Mesodermstreifen (Fig. 587 *B*).

Auf die Makromeren wird noch bei verschiedenen anderen Formen der Ursprung des Mesoderms zurückgeführt, so bei Limnaeus (Wolfson No. 131), bei Fulgur (Mc Murrich No. 70) und Janthina, bei welcher letzteren Form es sich nach Angabe von Haddon (No. 40) in der Nähe des Blastoporus von den Makromeren abtrennen soll; auf einem Stadium, in welchem die Makromeren noch nicht ganz von der Ectodermkappe umwachsen sind, liefern hier die peripher gelegenen Makromeren die Mesodermzellen. Bezüglich der letztgenannten Angaben über die Entstehung des Mesoderms muss hinzugefügt werden, dass sie nicht in genügender Weise gestützt erscheinen. Uebrigens giebt es noch andere verschiedene Darstellungen von der Entstehung des Mesoderms bei den Gastropoden, welche wir als noch weniger begründet hier nicht berücksichtigen können.

Ebenfalls in Verbindung mit dem Entoderm, aber in einem Stadium, wenn schon weitere Differenzirungen des Embryos eingetreten sind, entsteht das Mesoderm bei Patella (Patten No. 83). Patella besitzt eine Blastula, an welcher, wie schon gezeigt wurde, das Entoderm durch Einwucherung der grossen Zellen des vegetativen Poles erfolgt (Fig. 589 und 590). Vier solcher grossen Zellen existiren zunächst, und zwar zeigen dieselben das gleiche Lagerungsverhältniss, welches wir schon früher von den 4 Makromeren kennen lernten. Nun tritt aber nach Patten's Angabe beiderseits von diesen vier Blastomeren eine Zelle auf, welche durch Theilung in die Furchungshöhle eine andere, ebenfalls noch ziemlich umfangreiche Zelle abgiebt. Jene beiden Zellen der Blastula bezeichnet Patten als Entomesodermzellen (Fig. 590 *A*, *em*). Die von ihnen abgeschnürten Theile sind die beiden Urmesodermzellen. Sie liegen neben dem Blastoporus, am Hinterende der Larve, und vermehren sich später nach vorn hin. Dadurch entstehen die Mesodermstreifen, welche nach Patten's Darstellung bei Patella besonders regelmässig ausgeprägt sind (Fig. 591 und 592, pag. 1007).

Nachdem schon seit Langem und, wie man aus dem Vorstehenden sieht, in der Mehrzahl der Fälle das Mesoderm bei den Gastropoden auf die Verbindung mit dem Entoderm zurückgeführt wurde, ist neuerdings sogar seine Entstehung in Form von Cölomsäcken angegeben worden, welche Auffassung deshalb überrascht, weil man die Mollusken von einem solchen Verhalten des Enterocöls ganz besonders weit entfernt glaubte. Zudem war Derartiges bisher bei ihnen niemals beobachtet worden. Allerdings bietet die Differenzirung ihres Mesoderms und besonders die Ausgestaltung des Pericardiums grosse Uebereinstimmung mit den bei gewissen „Enterocöliern" obwaltenden Verhältnissen dar, und es ist nicht zweifelhaft, dass sie wie diese eine secundäre Leibeshöhle besitzen, aber sie lehnen sich in dieser Beziehung vor Allem

an die Anneliden an. Ihre Mesodermbildung ähnelt derjenigen der Anneliden am meisten. Nach dem, was bis jetzt über die Mesodermbildung bekannt ist, können wir mit den von Erlanger an Paludina gewonnenen Resultaten nicht übereinstimmen und müssen dieselben so lange skeptisch betrachten, bis sie besser gestützt oder durch erneute Untersuchungen (wo möglich auch an anderen Formen) wirklich bestätigt werden.

v. Erlanger's Darstellung ist etwa folgende. An dem ziemlich weiten Urdarm von Paludina tritt eine zweizipflige Aussackung auf, wodurch der Eindruck eines zweitheiligen Cölomsackes hervorgebracht wird, ähnlich wie er z. B. bei verschiedenen Echinodermen vorkommt (vgl. pag. 270 und 271). Dieser Sack, welcher in der Nähe des Blastoporus dem Urdarm ansitzt, schnürt sich später vom Entoderm los und stellt jetzt eine ringsum geschlossene Blase dar, welche eine symmetrische Gestaltung erkennen lässt. Die äussere und innere Wand nähern sich dem Ectoderm und dem Entoderm, so dass man in diesem Stadium von einem somatischen und splanchnischen Blatt sprechen könnte. Man sieht, dass bis hierher das Verhalten des Mesoderms demjenigen der Cölomsäcke bei anderen Formen, z. B. den Echinodermen, höchst ähnlich ist. Dies ändert sich aber bald, indem der Cölomsack durch Ablösung einzelner Zellen eine fast vollständige Auflösung erfährt. Nur zwei unbedeutende bläschenförmige Reste bleiben, umgeben von unregelmässig vertheilten Mesodermzellen, an der Ventralseite des Urdarms zurück. Von ihnen soll später noch die Rede sein.

Mit den bisher geschilderten Modalitäten der Mesodermbildung nicht wohl zu vereinigen sind einige Darstellungen, nach welchen das mittlere Keimblatt direct vom Ectoderm herzuleiten ist. So verhält es sich nach Bobretzky (No. 11) bei Fusus, nach Fol bei verschiedenen Gastropoden und nach Salensky bei Vermetus (No. 99). Die Eier dieser letzteren Schnecken sind sehr dotterreich. Das Ectoderm liegt als dünne Schicht den Makromeren auf und umschliesst dieselben fast vollständig. In der Nähe des Blastoporus soll nun durch Vermehrung der Zellen des äusseren Blattes eine Verdickung desselben entstehen, die Anlage des Mesoderms. Bobretzky fasst dieselbe bei Fusus als ein Umschlagen des Blastodermrandes auf. Nach Salensky wird diese Mesodermanlage bilateral symmetrisch, ähnlich wie die Mesodermstreifen, doch soll ausserdem eine davon unabhängige mesodermale Bildung in der Nähe der Schalendrüse auftreten. Diesen Theil des Mesoderms ist Salensky geneigt, durch Abspaltung von dem Ectoderm aus entstehen zu lassen, in dessen Nähe er liegt, also von dorsalen Parthien des Körpers. Mit dieser letzteren Auffassung zeigt die schon früher durch P. Sarasin (No. 101) gegebene Darstellung von der Entstehungsweise des Mesoderms eine gewisse Uebereinstimmung. Nach Sarasin treten bei Bythinia tentaculata an verschiedenen Stellen des Körpers Wucherungen des Ectoderms auf, von denen sich die mesodermalen Elemente ablösen. Dies geschieht zum Theil schon in früher Zeit der Embryonalentwicklung, zum Theil erst später. Da dieses Material zur Bildung der für gewöhnlich als mesodermal angesprochenen Organe zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen vom Ectoderm sich abtrennt, so vermag P. Sarasin ein einheitliches Mesoderm nicht anzunehmen und steht somit auf einem ähnlichen Standpunkt, wie ihn Kleinenberg nachher in so entschiedener Weise für die Anneliden vertreten hat (vgl. pag. 194). Später sind für Bythinia Urmesodermzellen und Mesodermstreifen beschrieben worden (v. Erlanger No. 28), und nach den sehr bestimmt gemachten Angaben von Sarasin käme es darauf an, zu zeigen, ob ausser dem distinct angelegten Mesoderm noch eine Bildung mesodermaler

Elemente vom Ectoderm stattfindet, wie dies ja verschiedentlich auch für andere Formen (Anneliden, Echinodermen) und speciell auch für Mollusken (vgl. Cyclas pag. 930) angenommen oder vermuthet worden ist. Als auffällig muss bezeichnet werden, dass auch solche Forscher, die wie Erlanger sehr entschieden für die Abstammung des gesammten Mesoderms von den Mesodermstreifen eintreten, doch selbst auch einige Elemente des Bindegewebes vom Ectoderm her entstehen lassen. So begeben sich die am hinteren Rande des Velums im „Nacken“ gelegenen sog. „Nuchalzellen“, d. i. eine Ansammlung besonders umfangreicher Ectodermzellen, in's Innere, um sich im Bindegewebe zu verbreiten. Obwohl von anderem Aussehen als die übrigen Elemente des Bindegewebes scheinen sie doch diesem anzugehören.

4. Die Entstehung der Larvenform und deren Beziehung zur definitiven Gestalt.

Schon aus dem verschiedenartigen Verlauf, welchen die Keimblätterbildung bei den Gastropoden nimmt, geht hervor, dass auch die Ausbildung der äusseren Gestalt des Embryos eine differente sein wird. Eine wichtige Rolle spielt hierbei die im Ei angehäufte grössere oder geringere Masse des Dotters. Ausserdem aber kommen besondere Anpassungsverhältnisse an die Lebensweise der verschiedenen Formen in Betracht; denn die Gastropoden besitzen zum grossen Theil frei schwimmende Larven, welche längere Zeit umherschwärmen, ehe sie in die definitive Gestalt des ausgebildeten Thieres übergehen. Obwohl sich nun die Larven der Hauptsache nach auf eine Grundform zurückführen lassen, so zeigen sie doch auch in den einzelnen Abtheilungen ziemlich weit gehende Differenzen, so dass wir genöthigt sein werden, die verschiedenen Larvenformen getrennt zu betrachten. Vorher aber soll die Entwicklung einiger besonders charakteristischer Formen vorgeführt werden, um dadurch zunächst einen Ueberblick zu gewinnen, und die Vergleichung mit den anderen Abtheilungen der Mollusken zu ermöglichen.

Die Herausbildung der Larvenform aus dem Ei ist unter Anderem von Patella in eingehender Weise geschildert worden (Patten No. 83), und da dieser Prosobranchier, welcher mit zu den ursprünglichsten Gastropodenformen gehört, allem Anschein nach die Larvenform am reinsten zur Ausbildung bringt, so halten wir uns zunächst an seine Entwicklung. Dieselbe ist übrigens von Patten nicht vollständig, sondern nur bis zu einem Stadium verfolgt worden, auf welchem die Larve vom Uebergang zur definitiven Gestalt der Schnecke noch recht weit entfernt ist.

Die Entwicklung von Patella zeigt schon insofern ein ursprüngliches Verhalten, als die Eihülle sehr früh, bereits während der Furchung abgeworfen wird. Da schon im Blastulastadium Wimpern auftreten (Fig. 589), so erlangt der Embryo sehr frühzeitig freie Beweglichkeit, und wird somit zur Larve. Es sind dies ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei den Lamellibranchiaten kennen gelernt haben, wie sie sonst aber bei den Gastropoden nicht gewöhnlich sind, bei denen die Larven vielmehr erst in viel späteren Stadien ausschlüpfen. Von dem verdickten vegetativen Pol der Blastula aus erfolgt, wie früher (pag. 998 und 1003) geschildert wurde, die Einwucherung des Entoderms und die Differenzirung des Mesoderms (Fig. 589 und 590). Der Blastoporus liegt am vegeta-

tiven Pol, welcher zugleich dem Hinterende der Larve entspricht. Die Hauptaxe der Larve geht in diesem Stadium durch die Mitte des Blastoporus und den gegenüber liegenden Pol, an welchem später die Scheitelplatte zur Ausbildung kommt. Durch das Auftreten des Mesoderms geht die Larve in die bilateral symmetrische Gestaltung über. Der Blastoporus ändert schon bald seine Lage, indem er an der Ventralseite gegen das Vorderende hin rückt, und zwar in Folge eines stärkeren Wachsthums der Rückenfläche. Schon vorher ist die, bereits im Blastulastadium angedeutete Anlage des Velums deutlicher hervorgetreten (Fig. 590 und 591). In späteren Stadien ist die Verlagerung des Blastoporus noch weit auffälliger (Fig. 590 *B*), und erinnert an die Verhältnisse, welche wir früher für Dentalium (pag. 980) beschrieben haben (Fig. 574 und 576). Der Blastoporus geht dabei aus einer runden (Fig. 591 *A*) in eine Ω förmige und sodann in eine spaltförmige

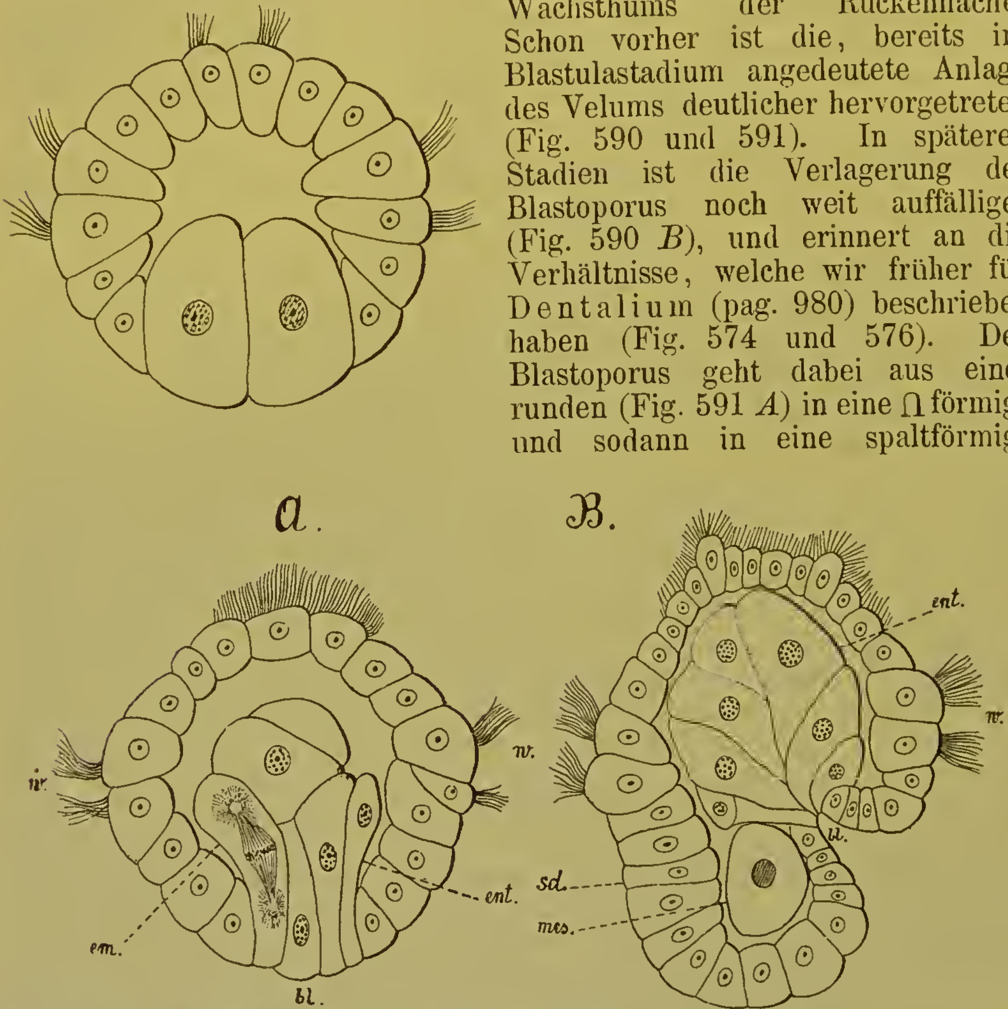


Fig. 589 und 590. *A* und *B* Larven von Patella im Stadium der Blastula, der beginnenden und vollendeten Entodermeinwucherung (nach Patten).

bl Blastoporus, *em* Entomesodermzelle, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *sd* Schalendrüse, *w* Wimperkranz.

Gestalt über (Fig. 591 *B*). An seinem Hinterende zeichnen sich zwei Zellen durch besonderen Umfang aus. Sie bedecken sich bald mit Wimpern (Fig. 591 und 592) und dürften wohl den später noch zu besprechenden Analzellen anderer Gastropoden gleichzusetzen sein (pag. 1020). Der Spalt verengert und schliesst sich nun in der Richtung von hinten nach vorn. Ueberhaupt würde man geneigt sein, bei allen diesen, vom Blastoporus geschilderten Veränderungen an den von hinten nach vorn erfolgenden, allmählichen Schluss einer langen, spaltförmigen Oeffnung zu denken, wenn nicht die Angaben so bestimmt lauteten. Die vordere Parthie bleibt in Form einer rundlichen Grube erhalten, und diese wird zum Mund, oder es findet vielmehr hier eine Einsenkung des Ectoderms statt, welche den

Blastoporus nach innen verlagert und die Anlage des Vorderdarmes darstellt (Fig. 590 *B*). Aus der soliden Zellenmasse, welche das Entoderm jetzt noch darstellt, bildet sich später durch Auftreten eines Spaltes und regelmässige Anordnung der sich stärker vermehrenden Zellen der Mitteldarm (Fig. 592). Vom Hinterende aus, wo die Mesodermzellen liegen,

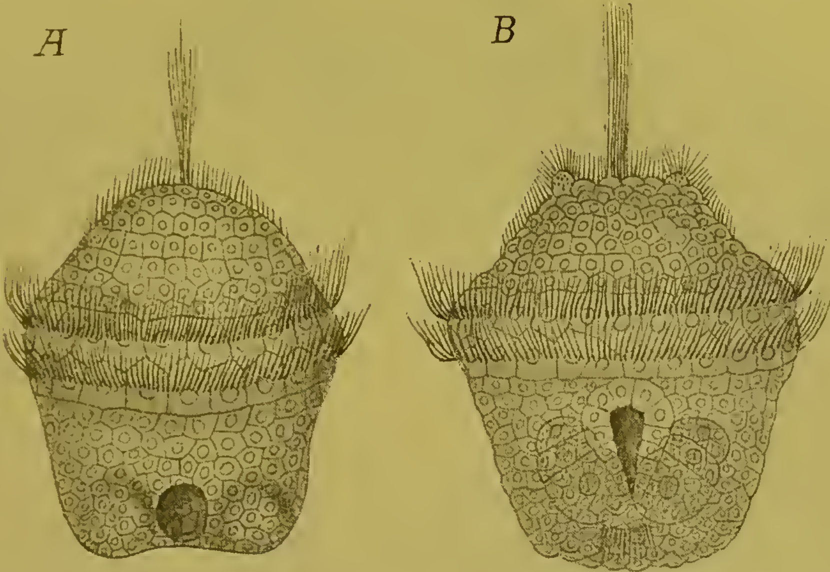


Fig. 591. *A* und *B* Trochophoralarven von Patella in zwei verschiedenen Altersstadien (nach PATTEN).

In *A* sind neben dem kreisrunden Blastoporus die beiden Fusshöeker zu sehen. In *B* erscheint der Blastoporus in die Länge gezogen. Daneben erkennt man die Anfänge der beiden Mesodermstreifen, dahinter ein Wimperbüsehel.

gehen zwei sehr regulär gestaltete Mesodermstreifen aus (Fig. 592). Am Rücken der Larve trat schon früher, als eine von hohen Ectodermzellen gebildete Einsenkung, die Schalendrüse auf, über welcher später das Schalenhäutchen ausgeschieden wird.

In bemerkenswerther Weise lässt PATTEN die Bildung des Fusses bereits zu sehr früher Zeit auftreten. Derselbe soll aus zwei Höckern hervorgehen, welche ventral am Hinterende gelegen sind (Fig. 591 *A*). Sie flankiren den Blastoporus zu einer Zeit, wenn derselbe noch als runde Oeffnung erscheint. Sobald er nach vorn verlagert wird, rücken sie auf einander zu, und vereinigen sich zur Bildung des Fusses, an welchem sich auch noch in späteren Stadien die Entstehung aus zwei Theilen durch das Vorhandensein einer medianen Einkerbung zu erkennen giebt.

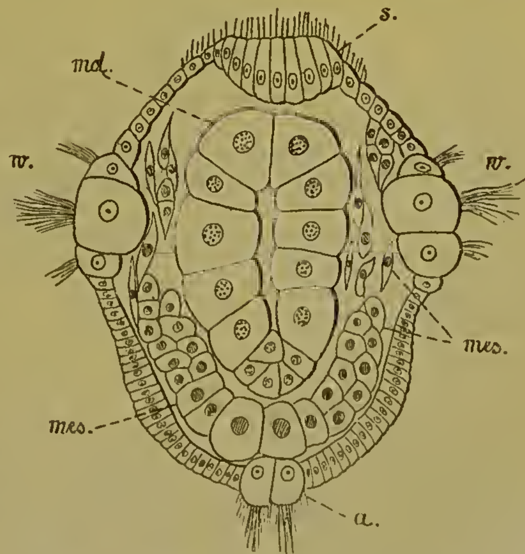


Fig. 592. Frontalschnitt einer älteren Larve von Patella (nach PATTEN).

a anale Wimperzellen, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm. *s* Scheitelplatte, *w* Wimperkranz.

Bisher war der präorale Abschnitt besonders umfangreich und von glockenförmiger Gestalt (Fig. 591). Er wird von dem hinteren Abschnitt durch den präoralen Wimperkranz getrennt, welcher sich aus mehreren Reihen von Zellen zusammensetzt, deren mittlere mit den stärksten Wimpern versehen ist (Fig. 592). Am Scheitelpol tritt ein Schopf langer Wimpern auf, und daneben liegen zwei Erhebungen, welche Wimperhaare tragen (Fig. 591 *A*). Man würde bei ihnen an die Kopffühler der Annelidentrochophora denken, beständen sie nicht aus einer einzigen Zelle. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung plattet sich der präorale Theil bedeutend ab, und die schon früher als Verdickung der Mitte entstandene Scheitelplatte (Fig. 592 *s*) nimmt jetzt einen beträchtlichen Theil des präoralen Abschnittes ein (Fig. 593 *sp*). Am Hinterende der Larve ist ebenfalls ein Schopf langer Cilien bemerkbar, welcher den erwähnten Analzellen angehört. Die vorher eingesenkte Schalendrüse hat sich ausgeglichen, und der Rücken erscheint jetzt sogar convex. Das früher sehr dicke Epithel besteht hier jetzt nur noch aus flachen Zellen (Fig. 593). Die Schale selbst ist napfförmig geworden. Der etwas aufgewulstete Rand in der Umgebung der Schale repräsentirt den Rand des Mantels; der Mantel selbst ist von dem Schalenhäutchen bedeckt. Der Mitteldarm hat sich bedeutend ausgeweitet und sackförmig gestaltet; an ihm bemerkt man hinten einen zipfelförmigen Anhang, der sich später mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters vereinigen wird. An dem ebenfalls umfangreicher gewordenen Vorderdarm macht sich eine Ausstülpung (*r*) bemerkbar, die Anlage der Radulatasche, welche wir in ganz übereinstimmender Weise bei den Amphineuren und Scaphopoden auftreten sahen.

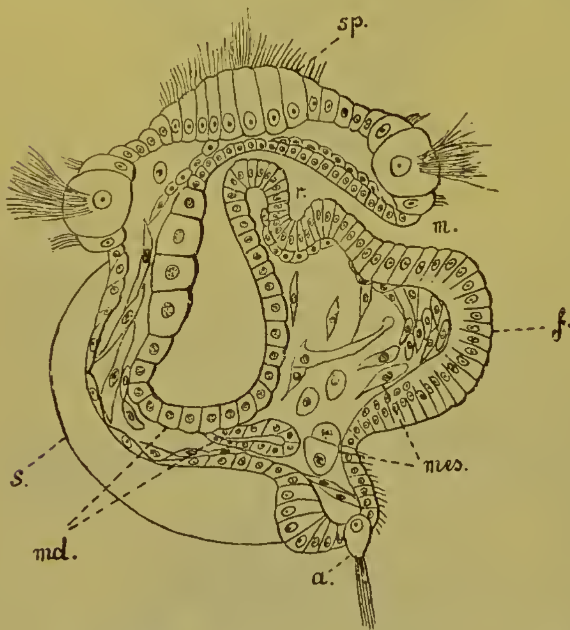


Fig. 593. Medianer Längsschnitt der Patellalarve im späteren Trochophorastadium (nach PATTEN).

a die mit starken Cilien besezten (analen) Zellen am Hinterende, *f* Fuss, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *r* Radulatasche, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte.

Rechts und links vom Munde ist schon in einem früheren Stadium je eine Einsenkung aufgetreten, welche sich zu einer Blase vertieft und schliesslich aus dem Zusammenhang mit dem Ectoderm ablöst. Beide Bläschen sind die Otolithenblasen. Sie liegen an der Basis des Fusses, der anfängt, sich zu einem umfangreichen Höcker auszubilden, und in welchem sich reichlich Mesodermzellen anhäufen. Das Mesoderm hat seine regelmässige Anordnung verloren, indem sich einzelne Zellen von den Mesodermstreifen ablösten, sich in der primären Leibeshöhle vertheilten, und wohl auch als Bekleidung der schon gebildeten Organe dem Ectoderm und Entoderm anlegten. Auf diese Weise kommt aus langgestreckten Zellen die Muskulatur zu Stande; so heftet sich z. B. eine Anzahl solcher Zellen an

einen Punkt der Rückenfläche an, wo sie schliesslich mit der Schale in feste Verbindung gelangen und den Retractor liefern, welcher den Larvenkörper in die Schale zurückzieht, wenn die letztere erst den gehörigen Umfang erreicht hat.

In den Stadien, welche die Figuren 591 und 592 darstellen, und auch noch in dem späteren Zustand, von welchem die Figur 593 einen medianen Längsschnitt zeigt, hat die Patella-Larve die grösste Aehnlichkeit mit dem Trochophorastadium, welches wir bei den Lamellibranchiaten kennen gelernt haben (vgl. Fig. 555 und 558, pag. 933 und 937). Dies gilt nicht nur für die äussere Gestaltung, sondern auch für den inneren Bau. Also kommt auch den Gastropoden ein Trochophorastadium zu (Ray Lankester, No. 63), welches allerdings für gewöhnlich nicht in so typischer Ausbildung wie bei Patella auftritt, sondern gewisse Modificationen aufweist. Diese stellen sich entweder als bestimmte Charaktere der Gastropodenlarven dar, oder erscheinen als Umbildungen, welche die ursprüngliche Larvenform in Folge der veränderten Lebensbedingungen und des damit im Zusammenhang stehenden, grösseren Dotterreichthums der Eier, sowie der hierdurch bedingten, vielfachen Modificationen der Entwicklungsvorgänge überhaupt, erfahren hat.

Ausser der ohne Weiteres in's Auge fallenden Uebereinstimmung der äusseren Gestalt mit derjenigen anderer Molluskenlarven (Lamellibranchiaten, Scaphopoden, Amphineuren) ist auch die innere Organisation in entsprechender Weise ausgebildet. Von dem Vorhandensein der Scheitelplatte und des präoralen Wimperkranzes wurde bereits gesprochen (Fig. 592 und 593), doch muss noch nachgetragen werden, dass auch ein postoraler Wimperkranz bei den Gastropodenlarven nachgewiesen wurde, so z. B. bei Crepidula, Fulgur, Fasciolaria und anderen Prosobranchiern, sowie auch bei Heteropoden, Opisthobranchiern und Pteropoden (Gegenbaur, Krohn, Fol, Brooks, Mc Murrich u. a.). Er besteht aus einer, dicht hinter dem Munde und parallel mit dem präoralen Wimperkranz verlaufenden Wimperreihe (Fig. 594 $p_{\prime\prime}$). Zwischen ihr und dem präoralen Kranz sind ausserdem zarte Wimpern vorhanden, entsprechend der sog. adoralen Wimperzone der Muschellarven. Der ganze Apparat dient jedenfalls in gleicher Weise, wie dies für die Lamellibranchiaten dargestellt wurde, zur Beförderung von Nahrungspartikeln nach dem Munde hin, während der präorale Wimperkranz als eigentliches Velum vor Allem locomotorische Function hat. Der Wimperschopf am Scheitelpol vervollständigt die Uebereinstimmung mit der Trochophora anderer Mollusken (Fig. 543, pag. 913 und 576, pag. 981) und der Anneliden (Fig. 118, pag. 174). Am präoralen Theil, im Bereich der Scheitelplatte können Augenflecke vorhanden sein. Der postoral, seitlich vom Mund gelegenen Otolithenblasen wurde bereits gedacht.

Wie die übrigen Organe, so zeigt auch der Darmkanal dieselbe Bildung wie bei anderen Trochophoralarven; er setzt sich aus dem entodermalen Mitteldarm, sowie aus dem ectodermalen Vorder- und vielleicht auch Enddarm (?) zusammen, wobei in späteren Stadien als besonderes Charakteristicum und zum Unterschied von den Muschellarven die Radulatasche am Vorderdarm hinzukommt (Fig. 593 *r*).

Ein Organ von wichtiger Bedeutung für die Trochophora, welches bei Lamellibranchiaten und Anneliden in guter Ausbildung vor-

gefunden wurde, die paarige Urniere, ist auch bei den Gastropodenlarven vorhanden (vgl. pag. 1015 und 1050). Für Patella allerdings ist dieselbe noch nicht beschrieben worden, doch möchten wir glauben, dass sie auch bei dieser, im Uebrigen so ursprünglich organisirten Form vorhanden ist, zumal sie sich bei anderen Schnecken von weniger einfachem Entwicklungstypus wie bei den Prosobranchiern des süssen Wassers (Bythinia, Paludina) und den Pulmonaten findet. Neuerdings wird auch von einer marinen Gastropodenlarve das Vorhandensein einer schlauchförmigen Urniere beschrieben (v. Erlanger No. 28). Die Urnieren erscheinen in ihrer ursprünglichen Gestaltung als schlauchförmige Gebilde, deren Beziehung zur primären Leibeshöhle wahrscheinlich ähnliche sind wie bei den Lamellibranchiaten, und welche hinter dem Velum an der Ventralseite nach aussen münden. Diese primitiven Excretionsschläuche sind nur kurz (Fig. 599 *B un*, pag. 1018), oder werden auch länger, wie bei Planorbis, und biegen sich dann hakenförmig um (Fig. 618 *un*, pag. 1049).

Ausser den Urnieren sind auch verschiedentlich Complexe von Ectodermzellen als primitive Excretionsapparate in Anspruch genommen worden, so z. B. von Bobretzky bei Nassa zwei rundliche Zellwucherungen, welche neben der Fussanlage hervortreten. Aehnliches findet Mc Murrich bei Fulgur (Nr. 70). P. Sarasin beschreibt für Bythinia Ectodermzellen excretorischer Natur, welche gleichzeitig mit dem Velum in Verbindung stehen. Die Velarzellen enthalten überhaupt vielfach Concremente, weshalb ihnen verschiedentlich excretorische Function zugeschrieben worden ist. Durch diese körnige Structur lassen sie sich schon sehr früh erkennen; bei Neritina sind solche körnige Zellen, welche späterhin Velarzellen entstehen lassen, schon während der Furchung in der Zahl der Mikromeren deutlich zu unterscheiden (Blochmann Nr. 7). Zwei Reihen körnchenreicher Zellen, welche dem Rande des Velums anliegen, werden auch von Joyeux-Laffuie bei Onchidium beschrieben (Nr. 51).

In so ausgeprägter Weise, wie dies bei Patella der Fall ist, kommt die Gestalt der Trochophora allem Anschein nach nur bei verhältnissmässig wenigen Gastropoden zur Ausbildung, was wohl davon herrührt, dass bei den meisten Formen ein grosser Theil der Entwicklung im Schutz der Eihüllen oder Cocons abläuft. Immerhin ist auch bei diesen Schnecken das Trochophorastadium, im einen Falle deutlicher, im anderen weniger deutlich, nachzuweisen. Bei ihnen gelangt die Larve zumeist auf einem Stadium zu freiem Leben, auf welchem ihre Gestalt schon mehrfache Modificationen durchgemacht hat. Von Patella sind die späteren Entwicklungsstadien nicht bekannt, doch bewahrt die Larve auf den mit Fuss und ziemlich weit entwickelter Schale versehenen Stadien noch immer die Aehnlichkeit mit der Trochophora, so dass man annehmen kann, dieselbe erleidet auch weiterhin keine Veränderungen, abgesehen von denjenigen, welche durch die Umwandlung in das ausgebildete Thier bedingt sind. Aehnlich scheint sich auch Fissurella zu verhalten, so viel von deren Entwicklung bisher bekannt wurde (Boutan No. 12). Bei dieser Schnecke zieht sich das Velum etwas in die Breite und nimmt damit eine mehr bilaterale Gestaltung an. Aehnliches wurde früher bereits für die Larven der Lamellibranchiaten angegeben und mit deren späteren Stadien (Fig. 557, pag. 935) zeigt die Larve von Fissu-

rella auch wirklich gewisse Aehnlichkeit, abgesehen von der hier unpaaren, dort aber zweiklappigen Schale.

Während bei den beiden zuletzt genannten primitiven Gastropodenformen das Velum keine wesentliche Differenz von den Verhältnissen zeigt, welche wir bei den Lamellibranchiern kennen lernten, erfährt es bei den meisten anderen Formen eine Veränderung seiner Gestalt, welche für die Gastropodenlarven besonders charakteristisch ist. Die bei Fissurella schon angedeutete zweitheilige Ausbildung des Velums kommt bei solchen Prosobranchiern, welche dotterreichere Eier besitzen, wie etwa Neritina, Vermetus, Fulgur, schon bei der frühen Anlage desselben zum Ausdruck, indem das Velum hier in Gestalt zweier besonders ausgezeichneter Zellreihen (Neritina) oder zweier bogenförmigen Leisten am Embryo auftritt, welche sich erst später zur Bildung des Velums vereinigen, wobei übrigens der dorsale Zusammenschluss oft sehr spät erfolgt. In seiner späteren Ausbildung erlangt das Velum sowohl bei den Prosobranchiern, wie auch besonders bei Opisthobranchiern, Heteropoden und Pteropoden durch beträchtliche Ausdehnung nach beiden Seiten hin eine zweilappige Gestalt (Fig. 595 *A—C*). Zugleich wird es sehr umfangreich und repräsentirt ein vorzügliches Locomotionsorgan für die Larve. Es ist mit langen starken Cilien besetzt, die in dem Einschnitt zwischen den beiden Segellappen durch weit kleinere Wimpern ersetzt sein können, so dass dadurch die Zweitheiligkeit des Velums noch mehr hervortritt (Fig. 612 pag. 1036). Man hat die mit so charakteristisch gestaltetem Bewegungsapparat versehenen Larven als Veligerstadium bezeichnet (Ray Lankester). Welchen Umfang das Velum erreichen kann, erkennt man an der Abbildung einer nicht näher bestimmten Veligerlarve eines Prosobranchiers (Fig. 594). Jeder der beiden Velarlappen zieht sich der Länge nach aus, so dass das ganze Velum wie vierlappig erscheint. Bei Atlanta ist das ebenfalls sehr umfangreiche Velum sogar sechslappig, indem jeder der beiden Seitentheile sich in drei Lappen spaltet (Fig. 607, pag. 1031).

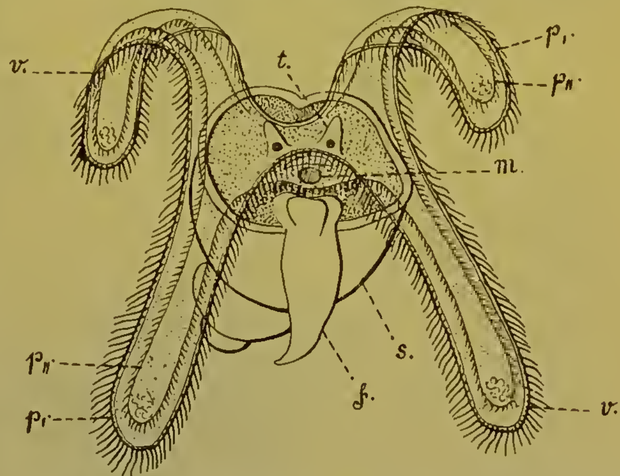


Fig. 594. Veligerlarve mit vierlappigem Velum (nach Mc Murrich).
f Fuss, *m* Mundöffnung, *p*, präoraler, *p*,, postoraler Wimperkranz, *s* Schale, *t* Fühler mit den Augen an ihrer Basis, *v* Velum.

Im Veligerstadium ist die übrige Entwicklung des Körpers bereits ziemlich weit vorgeschritten. Die anfangs napf- oder kappenförmige Schale vergrössert sich durch Ansetzen neuer Schichten, was ähnlich wie bei Dentalium und den Lamellibranchiaten am Auftreten von Zuwachsstreifen zu erkennen ist. Da dieses Zuwachsen neuer Theile aber in unregelmässiger Weise vor sich geht, d. h. die neu hinzukommenden Parthien nicht in gleicher Breite abgelagert werden und gleichzeitig auch den Biegungen folgen, welche der Eingeweidesack erfährt, so verliert die

Schale bald ihre symmetrische Gestalt und beginnt sich zu winden (Fig. 595). Der Eingeweidesack wird durch den am Schalenrand lippenförmig vorspringenden Mantelrand vom übrigen Körper, d. h. also besonders von Kopf und Rumpf geschieden. Vor dem Mantelrand tritt zumeist an der rechten Seite eine spaltförmige, sich nach hinten erstreckende Einsenkung auf, so dass der Mantel jetzt eine Höhle überdeckt. Dadurch ist die Mantelhöhle gebildet, worin später als Ausstülpungen der Körperwand die Kiemen entstehen. In die Mantelhöhle mündet der Darm. Der After entstand in Form einer am Hinterende oder etwas ventral gelegenen Einsenkung des Ectoderms. Anfangs symmetrisch gelegen,

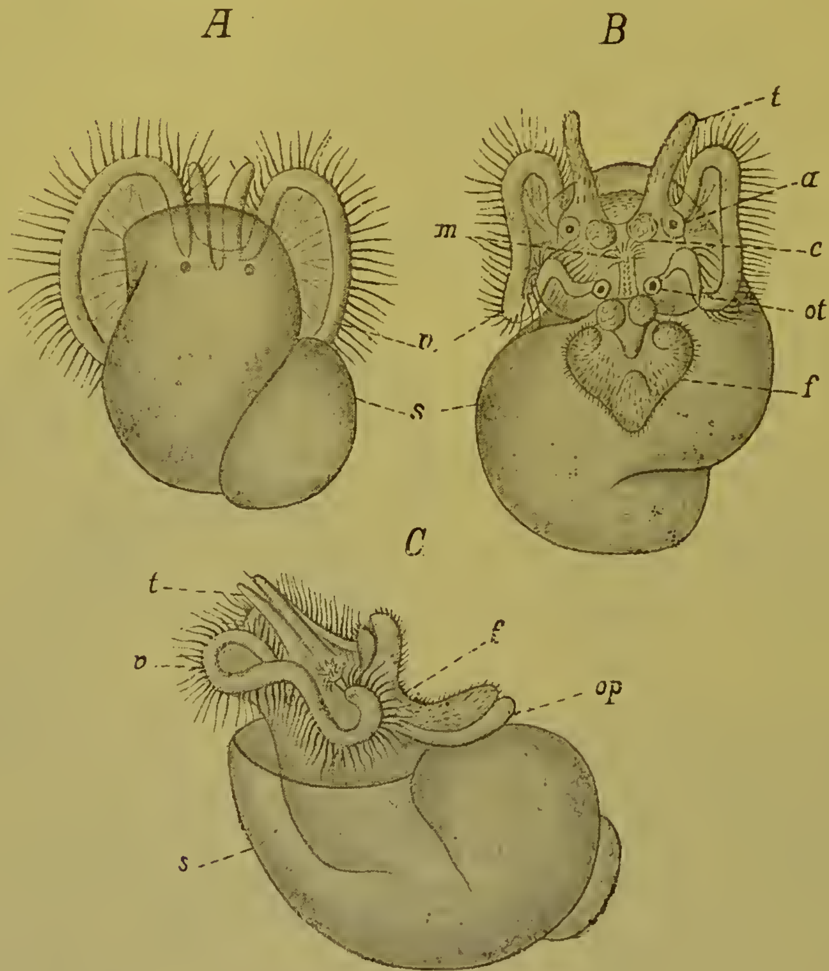


Fig. 595. *A* Embryo, *B* und *C* Veligerlarven in verschiedenen Stadien von Vermetus (nach Lacaze-Duthiers).

A vom Rücken, *B* von der Bauchfläche, *C* von der Seite gesehen.

a Augen, *c* Anlage der Cerebralganglien, *f* Fuss, *m* Mund, *ot* Otolithenbläschen, *op* Operculum (Schalendeckel), *s* Schale, *t* Fühler, *v* Velum.

wird er später gewöhnlich auf die rechte Seite verlagert und gleichzeitig nach vorn, sowie etwas dorsal verrückt. Veranlassung dazu ist die ständige und feste Bedeckung eines grossen Theils des Körpers durch die Schale (vgl. hierzu pag. 1023).

Schon früh kam der Fuss zur Anlage und er kann bei den Veligerlarven bereits eine starke Ausbildung erreichen. Seine Anlage erscheint

bei Vermetus (wenigstens im vorderen Theile) paarig (Fig. 595 *B* u. *C*). Allerdings zeigt der Fuss bei der Larve dieser Schnecke überhaupt eine complicirtere Gestaltung, wie aus der Figur 595 hervorgeht. Immerhin ist jene zweitheilige Anlage sehr beachtenswerth, da sie auch bei anderen Gastropoden, wie z. B. Patella (Fig. 591 *A*), Limnaeus (nach Ray Lankester No. 63), Succinea (F. Schmidt No. 109), in sehr frühen Stadien gefunden wird. Bei der letztgenannten Schnecke tritt der Fuss in Form zweier durch eine breite Furche getrennter Höcker auf, welche sich einander später nähern und zur Bildung des unpaaren Fusshöckers verschmelzen, ein ähnlicher Vorgang also, wie er von Patella (pag. 1007) beschrieben wurde.

Am hinteren und dorsalen Theil des Fusses wird eine Platte von ähnlicher Substanz wie die Schale abgeschieden (Fig. 595 *C, op)*; es ist dies der Schalendeckel (das Operculum). Dem Fuss liegen die Otolithenbläschen an (*B*, *ot*).

Auf dem Velarfeld erscheinen bereits in jüngeren Stadien der Veligerlarve zwei Höcker, welche sich bald in die Länge strecken und als die Tentakel zu erkennen sind (Fig. 595 *t*). An ihrer Basis entstehen die Augen (*a*). Beide Organe documentiren sich durch ihre Entstehung zweifellos als dem primären Kopfabschnitt zugehörig und speciell für die Tentakel ist es von Interesse, dass sie dieselbe Lage einnehmen wie die Kopffühler der Anneliden und Annelidenlarven (Fig. 120 *B* und 121, pag. 177).

Wenn der Fuss bereits eine ansehnliche Grösse erreicht hat und auch die übrigen Organe in ihrer Ausbildung weit fortgeschritten sind, kann das Velum noch immer vorhanden sein, doch verliert es allmählich an Umfang und wird schliesslich zurückgebildet, womit die Larve in den Zustand des ausgebildeten Thieres übergeht, welchem sie übrigens schon vorher sehr nahe stand. Vom Velum können neben dem Munde zwei rundliche mit Wimpern besetzte Lappen persistiren, wie Ray Lankester bei Limnaeus (No. 63) und Joyeux-Laffuie bei Onchidium (No. 51) beobachtete. Aus ihnen sollen die subtentaculären Lappen oder Lippententakel hervorgehen, die somit einen ähnlichen Ursprung haben würden, wie man ihn für die Mundlappen der Lamellibranchiaten anzunehmen geneigt ist (pag. 944).

Die Veligerlarven finden sich in vollkommener Ausbildung fast ausschliesslich bei den marinen Gastropoden, deren Junge auf ein längeres freischwärmendes Leben angewiesen sind. Von den im süssen Wasser lebenden Gastropoden zeigt Neritina ein Stadium mit wohl entwickeltem zweilappigen Velum, ähnlich dem von Vermetus abgebildeten (Fig. 595), doch gelangt die Veligerlarve nicht zu freiem Leben, sondern dieses Stadium wird innerhalb der Eikapsel durchlaufen. Wenn der Embryo den Cocon verlässt, zeigt er schon die definitive Gestaltung (Claparède No. 23). Neritina ist einer derjenigen Süsswasserformen, welche auch im salzigen Wasser leben können. Dieses sowie das Vorhandensein des wohl ausgebildeten Veligerstadiums weist darauf hin, dass sie dem Leben im Süsswasser noch weniger als andere Formen angepasst ist. Bei anderen Prosobranchiern des süssen Wassers, sowie bei den Wasser- und Landpulmonaten wird das Veligerstadium stark rückgebildet, doch zeigt unter den letztgenannten Gastropoden Onchidium ein ähnliches Verhalten wie Neritina.

Onchidium, eine landbewohnende Nacktschnecke, welche in der äusseren Gestaltung Aehnlichkeit mit Limax besitzt und auch ihrer

inneren Organisation nach zu den Pulmonaten gestellt wird, durchläuft nicht nur ein Trochophorastadium, sondern bildet sich innerhalb der Eihülle zur Veligerform mit gewundener Schale und einem umfangreichen zweilappigen Velum aus. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird das Velum wieder zurückgebildet; nur zwei abgerundete (seitlich und etwas vor dem Munde gelegene) Lappen bleiben als Lippentaster erhalten. Der ausschlüpfende Embryo besitzt im Ganzen die Gestaltung des Mutterthieres (Joyeux-Laffuie No. 51). Das geschilderte Verhalten würde für eine Lungenschnecke sehr merkwürdig sein, wenn nicht Organisation und Lebensweise dieser Form Anhaltspunkte für die Annahme böten, dass sie von marinen Gastropoden (wohl Opisthobranchiern) abzuleiten sei. Onchidium lebt in der Küstenzone im Fluthbereich des Meeres, verborgen in Felsenspalten, wohin es auch die gallertigen Eierhaufen ablegt. Diese letzteren werden vom Seewasser bespült, und Joyeux-Laffuie brachte sie zur Entwicklung, indem er sie zeitweise direct in Seewasser, sowie in feuchter Luft hielt. Die Eier entwickeln sich also noch unter Bedingungen, welche von denen der Meeresschnecken nicht so sehr verschieden sind.

Wenn auch das Veligerstadium bei den im Süsswasser und auf dem Lande lebenden Gastropoden für gewöhnlich stark rückgebildet wird, so lassen dieselben doch die Trochophoraform in mehr oder minder deutlicher Ausbildung erkennen. Während dieselbe bei den Pulmonaten zwar auch vorhanden, aber weniger deutlich ausgeprägt ist (vgl. pag. 1047), tritt sie bei Paludina in nicht zu verkennender Weise hervor (Fig. 596), obwohl diese Schnecke vivipar ist. Es soll hier auch die Entwicklung einer derjenigen Schnecken betrachtet werden, welche ungefähr in der definitiven Gestaltung der Mutter zu freiem Leben gelangen. Da Paludina dabei, wie erwähnt, ein so charakteristisches Stadium durchläuft und da ihre Entwicklung besonders genau studirt worden ist, so halten wir uns an diesen Prosobranchier. Untersucht wurde die Paludina-Entwicklung hauptsächlich von Leydig (No. 68), Ray Lankester (No. 64), Bütschli (No. 18) und v. Erlanger (No. 27), doch besitzen wir ausserdem noch Beobachtungen von Rabl (No. 92) und Blochmann (No. 8) über diesen Gegenstand.

Die Entwicklung von Paludina. Paludina vivipara besitzt eine Anfangs beinahe kugelförmige, später etwas abgeflachte Blastula mit deutlicher Furchungshöhle. Die Abflachung vollzieht sich in Verbindung mit der Gastrulation, während welcher die Furchungshöhle fast gänzlich durch den Urdarm verdrängt wird, so dass hier ein ähnliches Stadium wie bei anderen Gastropoden, speciell Firoloides (Fig. 584 *B* pag. 999) zu Stande kommt. Die ungefähr nierenförmig gestaltete jüngere Gastrula mit weitem Blastoporus weitet sich aus und erhebt sich ebenfalls ähnlich wie bei Firoloides (Fig. 584 *C*) zu einer etwa glockenförmigen Gestalt. Der Blastoporus verengert sich in Form eines Spaltes.

Ueber die Bildung des Mesoderms haben wir früher schon gehandelt und müssen uns in dieser Beziehung mehr an Bütschlis ältere Angaben halten, nach denen das Mesoderm im Gastrulastadium in Form zweier Anfangs aus wenig Zellen bestehenden, später umfangreicheren Mesodermstreifen vorhanden ist (Fig. 596 A), also ein ähnliches Verhalten wie bei anderen Gastropoden zeigt (vgl. hierzu pag. 1003). Schon bald verfallen die Mesodermstreifen grösstentheils ihrer Auflösung in einzelne Zellen, die sich unregelmässig in der Furchungshöhle vertheilen.

Der Embryo ist unterdessen auf das Stadium der Trochophora gelangt. In seinem Umkreis differenzirten sich zwei Reihen besonders grosser Ectodermzellen, indem sie sich mit Wimpern bedeckten. So kam der präorale Wimperkranz zu Stande, welcher das durch Vermehrung der Zellen umfangreicher werdende Scheitelfeld umgrenzt (Fig. 596 *A*). Der Blastoporus bezeichnet das Hinterende des Embryos, doch wird er in Folge eines etwas stärkeren Wachsthums und dadurch bewirkter Ausbauchung der Ventralfläche etwas dorsal verschoben. Der Blastoporus soll bei Paludina erhalten bleiben und in den After übergehen, wie man glaubt (Bütschli, v. Erlanger). Doch ist auch angegeben worden, dass der Blastoporus zum Schluss gelangt (Rabl), und dass Mund und After nur in indirecter Beziehung zum Urmund stehen, so wie wir dies noch zu besprechen haben werden (vgl. pag. 1019). Ein am Rücken vor dem Blastoporus gelegenes umfangreiches, aus hohen Ectodermzellen bestehendes und etwas eingesenktes Feld (Fig. 596 *B*, *sd*), repräsentirt die Schalendrüse, über welcher bald das Schalenhäutchen auftritt. Eine an der

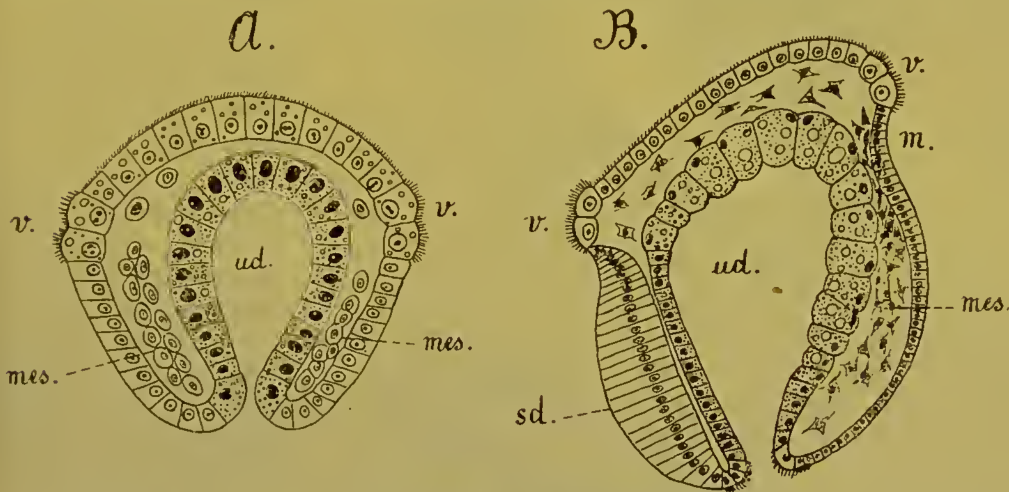


Fig. 596. *A* und *B* Frontal- und Sagittalschnitt zweier verschieden alter Embryonen von Paludina vivipara (nach Untersuchungen von Tönniges).
m Gegend des erst später entstehenden Mundes, *mes* Mesodermstreifen (in *A*) und verstreute Mesodermzellen (in *B*), *sd* Schalendrüse, *ud* Urdarm, *v* Velum.

Ventralseite hinter dem Wimperkranz auftretende Ectodermeinsenkung *(m)*, die sich später mit dem Urdarm verbindet, liefert den Vorderdarm. In diesem Stadium hat die vordere Parthie des Embryos ihre frühere glockenförmige Gestalt verloren und sich mehr abgeplattet (Fig. 596 *B*). Das Mesoderm hat seine regelmässige Anordnung aufgegeben und sich grösstentheils in Form einzelner spindelförmiger Zellen in der primären Leibeshöhle vertheilt. Seine weitere Ausbildung soll später besprochen werden, doch ist schon eines vom Mesoderm gebildeten Organes hier zu gedenken, da es nur larvalen Charakter besitzt, nämlich der Urnieren.

Die Urnieren entstehen aus je einem compacten Haufen von Mesodermzellen, welcher zu beiden Seiten des Embryos hinter dem Velum gelegen ist. In dem Zellenhaufen entsteht ein Lumen, und indem er sich ein wenig in die Länge streckt, nimmt er die Form eines kurzen Schlauches an, welcher an das Ectoderm anstösst, mit diesem verschmilzt und dadurch nicht weit hinter dem Velum eine Oeffnung nach aussen gewinnt. Später senkt sich hier das Ectoderm etwas ein; bei Bythinia wird

diese Ectodermeinstülpung sogar sehr tief und bildet den längeren distalen Theil der Urniere (v. ERLANGER). Die Innenfläche des Schlauches bekleidet sich (zumal am blinden Ende) mit Wimpern. Die Urniere von Paludina bleibt nur kurz, während sie bei den Pulmonaten als langer, gebogener Schlauch erscheint. Dieser soll übrigens eine innere Oeffnung besitzen, d. h. mit der (primären) Leibeshöhle communiciren (vgl. pag. 1050). Bei Paludina und Bythinia konnte sich v. ERLANGER von dem Vorhandensein einer solchen Oeffnung nicht mit Bestimmtheit überzeugen, und aus dem Verhalten der Urnieren bei den Anneliden könnte man schliessen, dass eine solche innere Mündung fehlt und die beiden Urnierenschläuche blind endigen. In früheren Stadien ist dies gewiss der Fall. Am inneren Ende sitzt den Urnieren ein Bündel von Spindelzellen an, welche jedenfalls an das Ectoderm reichen und den Nierenschläuchen als Aufhängeband dienen. Die Urniere erreicht ihre höchste Ausbildung auf dem schon ziemlich späten Stadium der Fig. 639, pag. 1080 und gelangt später zur Rückbildung (BÜTSCHLI, v. ERLANGER).

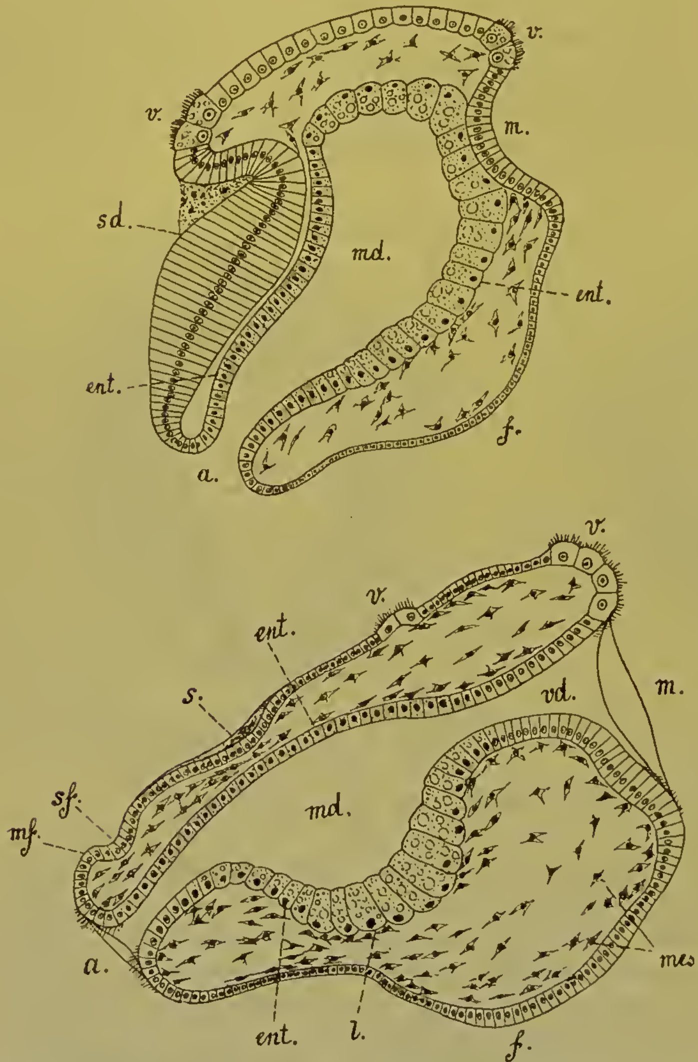


Fig. 597 und 598. Zwei Embryonen von Paludina vivipara im Sagittalschnitt (nach Untersuchungen von TÖNNIGES).

a After, *ent* Entoderm, *f* Fussanlage, *l* Leberanlage, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesodermzellen, *mf* Mantelfalte in der ersten Andeutung, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sf* Schalenfalz, *v* Velum.

Die Trochophoraform des Embryos wird jetzt besonders dadurch modificirt, dass als eine mächtige Vorwulstung an der Bauchfläche der Fuss entsteht (Fig. 596 *B* u. 597 *f*). Mit seinem Auftreten und seiner Vergrösserung erfolgt eine beträchtliche Verschiebung der übrigen Körperpartbien (Fig. 596 *B*—598). Der präorale Theil plattet sich noch mehr ab. Der Mund rückt an das Vorderende, und das Velum erscheint schliesslich ganz dorsal verlagert (Fig. 598). Der After liegt an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Ende des Embryos. Auch die Schalendrüse erscheint in anderer

Gestalt. Sie hatte sich ziemlich tief eingesenkt, und in ihr war der von Bütschli beschriebene bräunlich gefärbte „Chitinpfropf" aufgetreten (Fig. 597). Ihr Epithel war in diesem Stadium ausserordentlich dick. Wenn sie sich mit dem fortschreitenden Wachsthum des Embryos ausgleicht, verliert das Epithel bedeutend an Stärke und ist sogar schliesslich recht dünn (Fig. 598). In diesem Stadium bemerkt man über der nur noch schwach eingesenkten Schalendrüse ausser den Resten des Chitinpfropfes das Schalenhäutchen (*s*). Die Schale selbst erfährt eine stärkere Ausbreitung über die Rückenfläche. Wo ihr Rand dem Ectoderm aufliegt, erscheint dieses noch immer verdickt. Diese Verdickung ist jedenfalls für das Weiterwachsthum der Schale wichtig. Hier schliesst sich als eine Erhebung des Ectoderms die Mantelfalte an (Fig. 598 *mf*). Sie liegt zunächst über dem After und erhebt sich noch wenig über das Niveau der Körperoberfläche. Wenn der After mit dem bedeutenderen Wachsthum der hinteren Rückenparthie mehr nach vorn verschoben wird (Fig. 599 *A*), wächst auch die Mantelfalte weiter vor, oder es senkt sich auch die Körperoberfläche in dieser Gegend und vor dem After etwas ein, wodurch hier eine Vertiefung entsteht, die Anlage der Mantel- oder Kiemenhöhle (Fig. 599 *A mh*). In diese Grube kommt schon jetzt die Afteröffnung zu liegen.

Bezüglich der Ausbildung der inneren Organe muss bereits hier erwähnt werden, dass sich die Verschmelzung von Vorder- und Mitteldarm vollzogen hat (Fig. 598). An seinem mittleren ventralen Theil kommt als weite sackförmige Ausstülpung die Leber zur Anlage (Fig. 598 u. 599 *A*). Als Ausstülpung des Vorderdarmes entsteht die Zungentasche. Von den sich jetzt ebenfalls differenzirenden mesodermalen Gebilden (Pericardium, Herz, Niere, Fig. 599) überwiegen die der rechten Seite, so dass sich in diesen inneren Bildungsvorgängen eine starke Asymmetrie des Embryos zu erkennen giebt. Der Enddarm, welcher früher direct nach hinten verlief, stellt sich in Folge der erwähnten Verlagerung des Afters im rechten Winkel zur Längsaxe und verläuft später schräge nach der rechten Seite hin.

Die innere Asymmetrie geht der äusseren voraus und ist daher schon zur Erklärung des asymmetrischen Körperbaues benützt worden (bei Bythinia von P. Sarasin No. 101). Wenn wir vorher von einer Verlagerung des Afters sprachen, so ist dies eigentlich nicht ganz richtig, indem die Entfernung zwischen Mund und After ungefähr die gleiche bleibt. Dagegen erfährt Anfangs die Rückenfläche und später besonders die linke hintere Parthie ein bedeutendes Wachsthum. Wenn die zwischen Mund und After gelegene Strecke im Wachsthum innehält, so wird nunmehr eine ansehnliche Vergrösserung der hinteren Parthie erzielt (Fig. 599 *A*—*C*), und es ergiebt sich daraus, dass jene im Wachsthum zurückgebliebenen Theile jetzt mehr dem Vordertheil des weit grösser gewordenen Körpers angehören. Bütschli hat diesen Vorgängen bei Paludina besondere Aufmerksamkeit gewidmet (No. 19). Die linke hintere Parthie wird in Folge der geschilderten Wachsthumsvorgänge stark aufgetrieben, wodurch es zur Bildung des nach links hinten gerichteten Eingeweidesackes und gleichzeitiger (scheinbaren) Verschiebung des Afters mit der umliegenden Parthie nach rechts vorne kommt. Die Auftreibung der hinteren dorsalen Körperparthien zur Bildung des Eingeweidesackes ist durch das fortschreitende Wachsthum der inneren Organe bedingt. Ueber die Ursache der asymmetrischen Gestaltung des Körpers soll später noch Einiges hinzugefügt werden (pag. 1021).

Es wurde oben gezeigt, dass die Afteröffnung in der Mantelhöhle liegt. Diese letztere hat sich während der geschilderten Vorgänge durch Abheben und Vorwachsen des Mantelrandes vertieft, doch wird auch sie bald durch jene asymmetrische Ausbildung des Embryos beeinflusst. Man bemerkt schon bald, dass die an der rechten Seite gelegene Parthie der Mantelhöhle viel tiefer erscheint als die linke. Sie beschränkt sich in Folge jener Drehung des Embryos bald fast ganz auf die rechte Seite. Hier mündet dann nicht nur der Enddarm in sie ein, sondern auch die Ausführungsgänge der unterdessen zur Ausbildung gelangten definitiven Niere und der Genitalorgane öffnen sich in sie. Später breitet sich die Mantelhöhle auf den Rücken und hinüber nach der linken Seite aus. Dem Mantel liegt die Schale auf, welche aus ihrer anfänglich flachen in eine mehr gewölbte Form übergeht, bis sie ziemlich tief napfförmig wird (Fig. 599 *A* u. *B*), und endlich in Folge ihres einseitigen Wachsthums eine gewundene Form annimmt (vgl. unten pag. 1024).

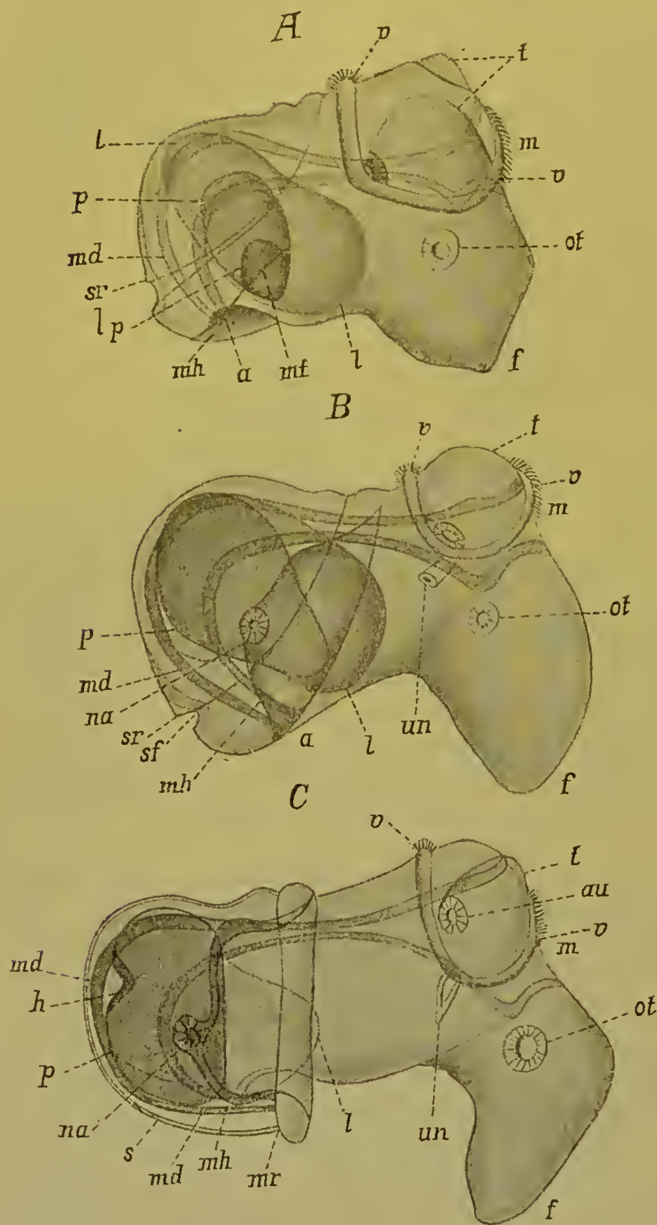


Fig. 599. *A—C* Embryonen von Paludina vivipara in verschiedenen Altersstadien (nach v. ERLANGER).

a After, *au* Auge, *f* Fuss, *h* Herz, *l* Leber, *lp* linkes Pericardium, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *mr* Mantelrand, *na* Nierenausführungsgang, *ot* Otocyste, *p* Pericardium, *s* Schale, *sf* Schalenfalz, *sr* Schalenrand, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum.

Während der besprochenen Vorgänge hat auch der vordere Körpertheil des Embryos wesentliche Veränderungen erlitten. Das Velum trat mehr und mehr zurück, der Fuss hingegen nahm an Umfang mächtig zu (Fig. 599 *A—C*). An seiner Basis traten als Ectodermeinsenkungen, die sich bald zu Bläschen abrundeten, die Otolithenblasen auf (*ot*). An der hinteren dorsalen Parthie des Fusses wird der Schalendeckel auf eine der Schalenbildung ähnliche Weise aus-

geschieden (Fig. 639 *op* pag. 1080 und Fig. 632 *A*, *op* pag. 1072). Auf dem Velarfeld entstanden als zwei sehr umfangreiche Wulstungen, welche sich bald erhoben und dadurch zapfenförmig wurden, die Fühler (Fig. 599 *A—C*, *t*). An ihrer Basis traten die Augen auf. Beide Gebilde sind im Stadium der Figur 599 als dem Velarfeld angehörig zu erkennen, da der Wimperkranz noch als schmales Band vorhanden ist. Man kann es in diesen späteren Stadien, wenn es entsprechend der Ausgestaltung des Körpers eine beinahe zweitheilige Form angenommen hat, mit dem freilich viel deutlicher zweilappig gestalteten Segel der Veligerlarven mariner Gastropoden vergleichen.

Die weitere Ausbildung des Embryos ist hauptsächlich durch das Auswachsen des Eingeweidesackes in Folge der zunehmenden Vervollständigung der inneren Organe, sowie durch die Vergrösserung des Fusses und auch der Fühler bedingt. Sie ergiebt sich am besten aus einer Vergleichung der Figuren 599 mit Fig. 639 u. 640, pag. 1080.

Am Schlusse dieses Abschnittes müssen wir noch einige morphologische Verhältnisse besprechen, welche früher nicht die ihrer Bedeutung zukommende Berücksichtigung finden konnten. Zunächst betrifft dies **die Gestaltung und Umbildung des Blastoporus.** Als einfachstes Verhalten desselben wird angegeben, dass er als rundliche Oeffnung am vegetativen Pol auftritt. Diese Oeffnung kann, ohne wesentliche Veränderungen ihrer Gestalt zu erleiden, nur bei allmählicher Verengerung direct in den Mund übergehen. Allerdings betheiligt sich dabei wohl regelmässig eine Ectodermeinsenkung, welche den eigentlichen Blastoporus eine Strecke nach innen schiebt. Ein derartiger directer Uebergang des Blastoporus wird von Bobretzky für Fusus und von Fol für Pteropoden und Heteropoden angegeben. Die Verengerung kann übrigens bis zum directen Schluss des Blastoporus fortschreiten, worauf an derselben Stelle das Stomodaeum sich einsenkt, wie dies bei Nassa und Neritina der Fall ist (Bobretzky, Blochmann). Die Stelle, an welcher der Schlufs des Blastoporus erfolgt und an welcher der definitive Mund liegt, entspricht nicht mehr dem vegetativen Pol, d. h. dem vom animalen Pol abgewendeten Ende des Embryos, sondern sie ist durch die seither am Embryo stattgefundenen Wachsthumsvorgänge etwas gegen den animalen Pol hingerückt und findet sich hinter dem Velum. Dieses letztere Verhalten weist bereits auf diejenige Gestaltung des Blastoporus hin, welche bei den Gastropoden die bei Weitem häufigste sein dürfte. Auch hier zeigt der Urmund Anfangs eine runde Form und kann von ziemlicher Weite sein. Mit der im letzteren Falle bald erfolgenden Verengerung nimmt er dann eine spaltförmige Gestalt an. Aehnliches geht aus den früher von Planorbis, Patella, Paludina und anderen Gastropoden geschilderten Verhältnissen hervor. Der spaltförmige Blastoporus schliesst sich von hinten nach vorn, und sein Vorderende geht entweder direct in den Mund über, wie es bei Planorbis, Limnaeus und Patella der Fall sein soll (Rabl, Ray Lankester, Wolfson, Patten) oder er schliesst sich völlig, und an dem zuletzt zum Schluss gelangenden Punkt entsteht dann die Ectodermeinsenkung, welche den Vorderdarm liefert. So verhält es sich bei Aplysia, Bythinia und Crepidula (Blochmann, Sarasin, v. Erlanger, Conklin). Stets ist die Bildung des definitiven Mundes mit einer Einstülpung des Ectoderms verbunden.

In den zuletzt betrachteten Fällen scheint der Urmundspalt, wenn man ihn von seinem hinteren bis zum vorderen Ende offen denkt, die ganze Länge der späteren Ventralfläche einzunehmen. Sein Hinterende entspricht wohl ungefähr noch dem früheren vegetativen Pol, sein Vorderende liegt dicht hinter dem Velum. Während nun die hintere Parthie des Blastoporus in allen bisher bekannten Fällen zum Schlusse kommt, soll bei Paludina die hintere Parthie persistiren und in ähnlicher Weise den After liefern, wie in den früheren Fällen aus der vorderen Parthie der Mund entstand. Dieser Vorgang ist bereits früher (pag. 1015) besprochen worden. Wenn er sich wirklich derartig abspielt, so muss zu seiner Erklärung die schon von Bütschli vertretene Auffassung herangezogen werden, wonach sowohl die Mund- wie die Afteröffnung durch Differenzirung des Urmundes entsteht. Einen Hinweis darauf fand Bütschli in Ray Lankester's Beobachtung an Limnaeus, wonach bei dieser Form der spaltförmige Blastoporus, dessen Vorderende zum Mund wird, bis in die Gegend des Afters reicht. Seither haben sich noch mehr Fälle ergeben, in denen gewisse Beziehungen des Afters zum Blastoporus vorhanden sind. So schildert v. Erlanger den Urmund der Bythinia als einen Spalt, dessen Hinterende dort liegt, wo später der After gebildet wird (Fig. 636 *B*, pag. 1077), und auch für Paludina selbst scheint es zweifellos, dass der schlitzförmige Urmund bis ziemlich an das Velum heranreicht, welche Stelle dem in späteren Stadien gebildeten Munde entspricht. Beweisender noch ist das Verhalten einiger Opisthobranchier (Doris, Aplysia nach Langerhans und Blochmann), bei welchen die Analzellen direct am Hinterende des ebenfalls spaltförmigen Blastoporus gefunden werden. Von diesen beiden Zellen wird noch zu erwähnen sein, dass sie bei verschiedenen Gastropoden in auffälliger Weise schon frühzeitig die Lage des Afters kennzeichnen (pag. 1030, 1035 und 1043). Sie zeigen die gleiche Lage wie die bei Patella hinter dem Blastoporus auftretenden zwei Zellen (pag. 1006). Das Vorderende des Blastoporus wird auch bei den genannten Formen zum Mund, so dass die Beziehungen desselben zu Mund und After in diesem Fall besonders deutlich zum Ausdruck kommen und das scheinbar völlig abweichende Verhalten von Paludina damit eine Erklärung findet.

Man hat bei den Gastropoden mehr als bei anderen Formen auf die Gestaltung und Umwandlung des Urmundes geachtet, weshalb wir diesen wichtigen Verhältnissen eine besondere Betrachtung widmeten. Es lag nicht in unserer Absicht, eine erschöpfende Darstellung der darüber vorhandenen Beobachtungen zu geben, aus dem Grunde, weil dieselben zum Theil wenig verlässlicher Natur sind. Wir griffen daher nur diejenigen Angaben heraus, welche einigermassen begründet erscheinen, obwohl auch sie zum nicht geringen Theil einer genaueren Prüfung bedürftig sind. Es dürfte aber jedenfalls zweifellos aus ihnen hervorgehen, dass bei den Gastropoden der Blastoporus Beziehung zu Mund und After besitzt. Demnach liegen bei den Mollusken ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie früher von den Arthropoden kennen lernten, bei denen ebenfalls Mund und After entweder direct oder indirect zum Urmund in Beziehung stehen (vgl. pag. 892). Bezüglich des Verhaltens von Paludina sei an die Echinodermen erinnert, bei denen der Blastoporus direct zum After wird (pag. 261). Zurückzuführen sind die Verhältnisse der Gastropoden aber jedenfalls auf entsprechende Vorgänge, welche wir bei der Bildung der Annelidentrocho-

phora kennen lernten (pag. 173 ff.). Dort liegt der Blastoporus anfangs am vegetativen Ende des Embryos. Er streckt sich sodann und reicht über die ganze Länge der allerdings nicht sehr umfangreichen Ventralfläche. Wenn er sich von hinten nach vorn schliesst, geht sein Vorderende in den Mund über, welcher letzterer hinter dem präoralen Wimperkranz liegt, ähnlich wie wir dies von den Gastropoden beschrieben. Der After aber entsteht an dem hinteren Ende der Larve, welches früher dem vegetativen Pol und damit der Lage des Blastoporus entsprach. Diese Verhältnisse sind also offenbar denen bei den Mollusken sehr ähnlich.

Durch die letzteren Betrachtungen werden wir auf **die Gestaltveränderungen der Embryonen in jungen Stadien** geführt. Am ungefurchten und sich furchenden Ei der Gastropoden unterschieden wir den animalen und vegetativen Pol. Es scheint, dass die Lage des Blastoporus dem vegetativen Pol entspricht. Der in die Länge gestreckte Blastoporus bezeichnet die Ventralfläche, während der animale Pol, wie es scheint der Dorsalfläche angehört. Es scheint, dass die am animalen Pol gelegene Ectodermparthie später mehr nach vorn hin verlagert wird. In ihrer Umgebung entsteht das Velum. Die durch den animalen und vegetativen Pol früher Stadien gelegte Axe entspricht also bei den Gastropoden nicht, wie man glauben könnte, der durch Scheitelplatte und After gehenden Axe der Larve, sondern bildet einen grösseren oder geringeren Winkel mit ihr. Dass die Axen schon früh am Embryo festgelegt sein sollen, wurde bereits erwähnt (pag. 993). Die Gestaltung der Embryonen erfährt durch bedeutendere Einlagerung von Dottermasse in das Ei gewisse Modificationen. Wenn Fol die Schalendrüse der Pteropoden am animalen Pol entstehen lässt, so bedarf dies noch genauerer Untersuchung. Auffallend ist, dass sie bei den Cephalopoden wirklich eine derartige Lagerung zeigt. Davon soll später noch die Rede sein. Die Schalendrüse liegt bekanntlich am Rücken des Embryos, während an dessen Ventralseite zwischen Mund und After der Fusshöcker entsteht. Ihrer Anlage nach sind die Embryonen bezw. Larven der Gastropoden ganz symmetrisch; erst später kommt durch die zum Theil schon erwähnten oder noch zu besprechenden Verschiebungen der inneren und äusseren Organe die **Asymmetrie des Körpers** zu Stande.

Die Ausbildung der Körpergestalt durchläuft in der Ontogenie jedenfalls einen Weg, wie den, welcher von den Gastropoden bis zur Erreichung ihrer jetzigen asymmetrischen Form durchgemacht wurde. Es ist zweifellos, dass die Gastropoden von symmetrischen Formen herstammen, denn wir sehen die übrigen Angehörigen des Molluskenstammes, welche jedenfalls die gleichen Vorfahren hatten, symmetrisch entwickelt. Die Ontogenie bestätigt dies, indem die Symmetrie lange Zeit erhalten bleibt. Später geht sie durch ungleiches Wachsthum der verschiedenen Körperregionen verloren. Es ist zumal die linke Seite, welche stärker wächst, und so kommt es, dass die hinteren Parthien (besonders der After und die ihn umgebenden Organe) nach vorn rechts verlagert werden, obwohl, oder besser, weil sie ihre Entfernung vom Vorderende beibehalten, das heisst die zwischen ihnen und dem Mund gelegene Strecke kein Wachsthum zeigt. Diese Erscheinungen sind von den verschiedenen Forschern, welche die Entwicklungsgeschichte der Gastropoden behandelten, geschildert worden (P. Sarasin, Fol, Bobretzky u. A.). Sodann hat Spengel (No. 122) dieselben an ausgebildeten Thieren zum Gegenstand einer eingehenden Betrachtung gemacht, und später gab besonders Bütschli eine genaue Darstellung der betreffenden Verhältnisse (No. 19). Neuer-

dings hat LANG (No. 61) in phylogenetischer Hinsicht diese Erklärungsversuche weiter geführt.

In der Ontogenie wie in der Phylogenie beruht die Asymmetrie jeden-

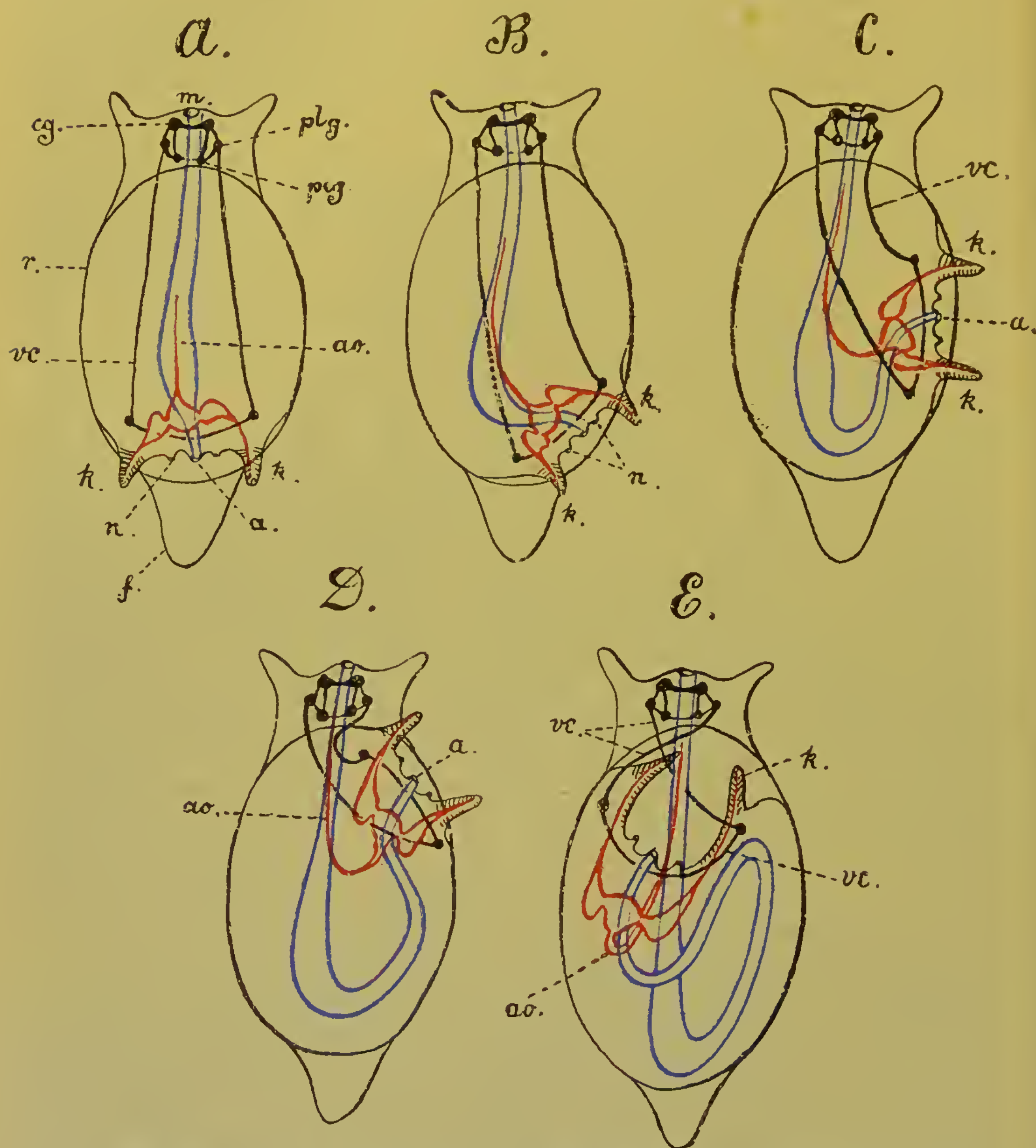


Fig. 600. *A—E* Schematische Darstellung der Verschiebung des Pallealcomplexes im Hinblick auf die Erwerbung der Asymmetrie des Gastropodenkörpers (in Anlehnung an BÜTSCHLI und LANG).

Der Pallealcomplex rückt auf der rechten Seite nach vorn. In *E* hat er die Medianlinie überschritten, und hier hat sich die Mantelhöhle tiefer eingesenkt. Die Kiemen versenkten sich durch Auswachsen nach hinten tiefer in dieselbe, Herz, Vorhöfe und vordere Aorta sind roth gehalten, der Darmkanal blau.

a After, *ao* vordere Aorta, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *k* Kiemen, *m* Mund, *n* Nierenöffnungen, *peg* Padalganglion, *plg* Pleuralganglion, *r* Rand von Mantel und Schale, *vc* Visceralcommissur.

falls auf einem starken Auswachsen der einen, gewöhnlich der linken Seite und der dadurch bedingten Verschiebung der hinteren linken

Parthie nach rechts und der gesammten hinteren Gegend nach vorn. Man geht hierbei von einem sehr einfach gebauten, chitonähnlichen Mollusk aus, dessen Rücken wenig erhaben und von einer flachen Schale bedeckt ist. Der Fuss ragt noch wenig über dem Eingeweidesack vor. Der After liegt am Hinterende, daneben die Oeffnungen der Nephridien und die Kiemen (Fig. 600 *A*). Auch die Mantelhöhle, welcher diese Gebilde angehören, findet sich am Hinterende. Wie man sich das Vorrücken des hinteren Organ- (Palleal-) complexes nach rechts und vorn vorstellen kann, ergiebt sich am besten aus einer Betrachtung der Figuren 600 *A—E*, welche die Umlagerung der Organe in schematischer Weise darstellen (Bütschli, Lang). Die Asymmetrie, welche durch Vorrücken des Pallealcomplexes bis in die Nähe des Vorderendes erzeugt wird (*D*), findet sich bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten; wenn der Pallealcomplex in seinem Vorrücken die Medianlinie überschreitet (*E*), wie dies bei den Prosobranchiern (incl. Heteropoden) der Fall ist, kommt es zur Kreuzung der Pleurovisceralcommissuren (Chiastoneurie, Fig. 600 *E*), welche bei den vorher genannten beiden Abtheilungen nicht vorhanden ist und einen besonders hohen Grad der Asymmetrie anzeigt.

Die Ursache der Asymmetrie ist in der Lebensweise der Gastropoden d. h. in der Ausbildung ihres Fusses zu einem umfangreichen Kriechorgan bei gleichzeitiger Bedeckung des Körpers mit einer Schale zu suchen. Anfangs war die Masse der Eingeweide jedenfalls ziemlich gleichartig im Körper vertheilt, und dieser wurde nur von einer flachen Schale überdeckt. Diese Ausgangsformen glichen wohl am ehesten den Chitonen, abgesehen von der Gliederung, welche die Schale derselben besitzt. Um den mit Tastorganen und Mund versehenen Kopf freier, den Fuss umfangreicher und auch ihn unabhängig von dem übrigen Körper zu machen, zog sich dieser auf einen beschränkteren Theil des Körpers zurück. So kam es zur Bildung des hohen Eingeweidesackes. Auf diesen besonders schutzbedürftigen Theil beschränkte sich auch die Schale, doch konnten Kopf und Fuss noch in sie eingezogen werden, weshalb sie einen grösseren Umfang bewahren musste, als dies bei einer blossen Schutzdecke nöthig gewesen wäre. Es musste jetzt also nicht nur der hohe Eingeweidesack, sondern auch ein verkalktes Gehäuse für den ganzen Körper von dem Thier getragen werden. Wenn diese schwere Masse zu hoch wurde, musste sie sich neigen und zwar nach hinten, weil dies für die Vorwärtsbewegung des Thieres am wenigsten hinderlich war. Da sich aber am Hinterende die Mantelhöhle mit wichtigen Organen (Kiemen, Ausmündung des Darmkanals, der Nieren und Genitalien) befanden; so wurde diese Lagerung der geneigten Visceralmasse zunächst unmöglich, und sie erfolgte jedenfalls nach der Seite hin. Bei einem derartigen seitlichen Vorstehen des Sackes war aber die Bewegung zu stark gehindert, und die Masse suchte sich doch nach hinten zu richten. Nehmen wir an, der Eingeweidesack sei nach links geneigt gewesen, so wird durch den nunmehr von der linken Seite her nach hinten gerichteten Druck der Pallealcomplex nach der rechten Seite hin gedrängt. Hierin liegt also die Ursache seiner früher beschriebenen Verschiebung nach rechts und vorn (Fig. 600). In der Ontogenie spricht sich dieser Vorgang durch ein stärkeres Wachsthum der linksseitigen hinteren Parthien aus, wodurch die Auftreibung des Eingeweidesackes

gebildet wird und die Verlagerung des Afters nach vorn erfolgt (vergl. pag. 1017).

Es könnte nicht Wunder nehmen, wenn durch den Druck der sich neigenden Visceralmasse und Schale nicht nur die genannte Verschiebung einträte, sondern auch Rückbildungen einzelner Organe stattfänden. So leitet denn auch Lang das Fehlen des ursprünglichen linksseitigen Pallealcomplexes (der linken Kieme, Nierenöffnung etc.), wie es bei verschiedenen Gastropoden z. B. den Opisthobranchiern vorkommt, darauf zurück, dass die linke Seite einem besonders starken Druck ausgesetzt war, wodurch jene Organe in ihrer Function gehindert wurden und verkümmerten. In anderen Fällen (Haliotis) soll die rechte (ursprünglich linke) Kieme weniger umfangreich sein als die linke (ursprünglich rechte), und dasselbe gilt für die Nieren derjenigen Gastropoden (Haliotis, Patella etc.), bei welchen dies Organ paarig ist.

Mit der Neigung des Eingeweidesackes entsteht wohl von selbst die Krümmung desselben. Lang führt dies mit Recht darauf zurück, dass die Oberseite stärker wachsen muss, damit Zerrungen vermieden werden. So kommt schliesslich die spiralige Aufrollung des Sackes zu Stande, welcher auch die Schale in ihrer Gestaltung folgt. Bei den nach links sich neigenden Schalen ist auch nach dieser Seite hin ein weiteres Feld für die Ausbreitung gegeben, zumal dann, wenn sich Schale und Eingeweidesack nach hinten richten. Durch dieses ungleichartige Auswachsen ist die Bildung der sog. rechtsgewundenen Schalen bedingt. Für die linksgewundene Schale muss eine anfängliche Neigung nach der rechten Seite angenommen werden. Im Uebrigen ist der Vorgang derselbe. Welche Ursachen die Neigung nach der einen oder der anderen Seite bedingen, ist schwer zu entscheiden und zur Zeit wohl kaum bekannt.

Einige links gewundene Schnecken zeigen dieselbe Anordnung der inneren Organe wie die gewöhnlichen rechts gewundenen Formen. Es handelt sich hierbei um eine falsche Linkswindung, von der man annimmt, sie sei auf die Weise zu Stande gekommen, dass sich die Spira einer rechts gewundenen Schale abflachte, bis sie in einer Ebene lag, worauf dann die Spira an der Nabelseite wieder durchbrach und so eine äusserlich links gewundene Schnecke zu Stande kam (Simroth, v. Jhering, Lang, No. 61). Ein Hinweis auf diesen Vorgang ist darin zu finden, dass die Pteropoden mit linksgewundener Schale, welche im Uebrigen den Bau rechtsgewundener Formen zeigen, das spiralige Operculum ebenfalls links gewunden aufweisen, während spiralige Opercula sonst regelmässig die entgegengesetzte Windungsrichtung wie die Schale zeigen (Pelseneer, No. 86).

Die Asymmetrie der Gastropoden kann zum Theil wieder aufgegeben werden und, wenigstens äusserlich, einer ziemlich symmetrischen Gestaltung weichen. So verhält es sich z. B. bei Formen, welche sich wie die Pteropoden einer freischwimmenden Lebensweise angepasst haben. Hier tritt also die Hauptursache der Asymmetrie, welche wir in der kriechenden Lebensweise bei Ausbildung einer deckenden Schale erkannten, in den Hintergrund. Dass aber auch solche Schnecken sich der symmetrischen Gestaltung wieder nähern, welche zwar eine kriechende Lebensweise führen, aber die Schale ganz oder theilweise rückgebildet haben, wie dies bei Onchidium und den Limaciden der Fall ist, weist darauf hin, welche wichtige Rolle die Bedeckung des Körpers mit der Schale bei diesen Vorgängen spielt.

5. Die Ausbildung der äusseren Körperform in den verschiedenen Abtheilungen der Gastropoden.

A. Prosobranchier.

Von der Ausbildung der Larvenformen der Prosobranchier und ihrem Uebergang in den ausgebildeten Zustand ist schon verschiedentlich die Rede gewesen[1]), so dass damit die Hauptpunkte, die Entwicklung der Trochophora- und Veligerform und deren Umwandlung in das fertige Thier schon erledigt sind, doch kommen auch bei den Prosobranchiern, zumal in Bezug auf die früheren Entwicklungszustände, gewisse Abweichungen vor, welche eine Modification der äusseren Körperform veranlassen und daher noch eine besondere Betrachtung verlangen.

Es wurde schon früher (pag. 997 und 1000) erwähnt, dass die Eier mancher Gastropoden sehr dotterreich werden, was nicht nur auf die Bildung der Keimblätter, sondern auch auf die Ausbildung der äusseren Körpergestalt von Einfluss ist. So verhält es sich z. B. bei Nassa, Fusus, Fulgur, Natica u. a. Schon bei Vermetus, dessen Veligerstadium wir kennen lernten (Fig. 595), kommt die Trochophoraform nicht mehr recht deutlich zur Ausbildung. Das Velum macht sich zunächst nur in Form zweier geschwungener Zellbänder am Vorderrande der Ventralfläche bemerkbar, und in seiner Nähe treten die Fühleranlagen, dicht hinter ihm der Mund und die Wulstung des Fusses auf. Der letztere kommt bereits zur Anlage, wenn das Velum erst wenig entwickelt und dorsal noch lange nicht geschlossen ist. Die Anlagen der Organe sind also hier (mit Ausnahme der dorsal gelegenen Schalendrüse) auf einen beschränkten Theil des recht umfangreichen Embryos zusammengedrängt. Weit mehr ist dies der Fall bei noch dotterreicheren Eiern, wie z. B. bei denen von Fulgur (Mc Murrich, No. 70). Die ersten Anlagen der Organe sind hier so an einander gedrängt, dass man beinahe von einer Keimscheibe gegenüber der umfangreichen Dottermasse des Eies sprechen kann. Damit würden also ähnliche Verhältnisse eingeleitet, wie wir sie in weit extremerem Maasse bei den Cephalopoden wieder antreffen werden. Spricht man doch auch bei diesen dotterreichen Eiern von einem „Blastoderm", welches den Dotter, d. h. die Makromeren, umwächst und wirklich tritt hier die Mikromerenschicht gegenüber der Dottermasse der Makromeren stark zurück, wie ein Blick auf die Figuren 582 *D* und *E*, pag. 997, sowie 587 *A* und *B* pag. 1001 zeigt. Wenn man diese Bilder mit denen einer Blastula und Invaginationsgastrula von Patella (Fig. 589 und 590), Planorbis oder Paludina vergleicht, so ist es ohne Weiteres erklärlich, dass diese veränderten Verhältnisse auch Modificationen der äusseren Körpergestalt mit sich bringen müssen.

Bei Nassa mutabilis, welche wir herausgreifen, weil sie die bestuntersuchte, wenn auch nicht die extremste Form in dieser Hinsicht ist, bleibt eine Stelle am vegetativen Pol ziemlich lange von Zellen unbedeckt (Fig. 601 *A*, *bl* und 587 *C*, *bp*). Es ist der Blastoporus, der sich später schliesst, und an dessen Stelle das Stomodaeum entsteht (Fig. 587 *D*, *m*). Bei Fusus, dessen Eier ähnliche Verhältnisse zeigen, soll die Oeffnung des Blastoderms in den Mund übergehen, ohne sich zu

[1]) Man vgl. pag. 1005, 1012 und 1014 die Entwicklung von Patella, Vermetus und Paludina, sowie die Figuren 589—599.

schliessen (Bobretzky). Hinter dem Blastoporus tritt schon sehr früh und noch ehe das Velum angelegt wird, als breiter Wulst der Fuss auf (Fig. 601 *A*, *f*). Daneben liegen die als excretorische Apparate aufgefassten Ectodermzellencomplexe (*ex*). Vor dem Blastoporus und von der Bauchseite nach der Rückenseite fortschreitend erscheint das Velum (*v*). Dorsal tritt die Schalendrüse und darüber das Schalenhäutchen auf. Später setzt sich die vordere Parthie mit sammt dem Fusse gegen die dotterhaltige Hauptmasse des Embryos ab (Fig. 601 *D*), indem die vordere Parthie blasenförmig aufgetrieben wird (Fig. 603 *ce. v*). Noch besser als bei Nassa tritt diese Erscheinung bei einer von Bobretzky beobachteten Fususart hervor. Dort erscheint der Fuss, besonders aber der vordere Körpertheil in Form einer weiten Blase aufgetrieben (Fig. 602 *A* und *B*, *kb*) und es setzen sich in Folge dessen auch hier diese Parthien scharf gegen

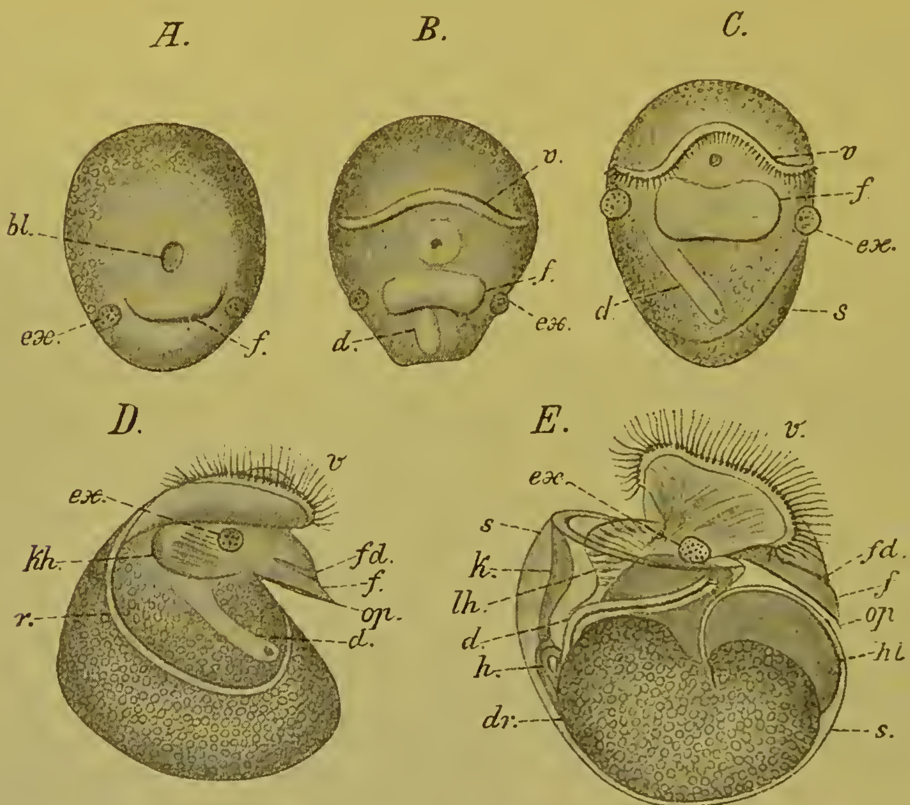


Fig. 601. *A—E* Embryonen von Nassa mutabilis in verschiedenen Altersstadien (nach Bobretzky).

bl Blastoporus, *d* hinterer rohrförmiger Theil des Mitteldarmes, *dr* Dotter, *ex* Complexe von Excretionszellen, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *h* Anlage des Herzens, *hl* hinterer Leberlappen, neben welchem links der vordere Leberlappen und darüber der Hinterdarm (*d*) und der After zu sehen ist, *k* Kiemenanlage, *kh* Kiemenhöhle, *lh* Larvenherz, *op* Operculum, *r* Rand der Schale (*s*), *v* Velum.

den hinteren Theil des Embryos ab. Man hat diesen aufgetriebenen, dem präoralen Abschnitt der Trochophoralarve entsprechenden Theil, welcher sich auch bei anderen Prosobranchiern, sowie bei verschiedenen anderen Gastropoden (Pulmonaten) findet, als Kopfblase bezeichnet. Er verleiht den Embryonen ein besonders charakteristisches Aussehen (Fig. 602 *kl* und 621 *kbl*, pag. 1054).

Von besonderer Bedeutung ist für die in Rede stehenden Embryonen das Verhalten des Entoderms bezw. des Dotters. Man sieht, dass die sackförmige Anlage des Mitteldarmes gegen den Dotter hin offen ist (Fig. 587 *C* und *D*, 602 *B* und 603). Der Dotter erfüllt den hinteren und dorsalen Theil des Embryos. Der Mitteldarm besteht aus einem vorderen weiteren und hinteren röhrenförmigen Abschnitt (Fig. 587 *D*, in Fig. 602 *md*). Letzterer liegt anfangs parallel zur Längsaxe, stellt sich dann aber schräg und verbindet sich mit dem Ectoderm, um durch den jetzt noch in der ventralen Mittellinie gelegenen After nach aussen zu münden (Fig. 601 *C*). Später nimmt der hintere Theil des Darmes eine noch schrägere Stellung ein, und der After kommt an die rechte Seite zu liegen (Fig. 601 *D* und *E*). Hier entsteht auch die Kiemenhöhle als sichelförmige Einsenkung des Ectoderms, und zwar ist dieselbe bei Nassa ganz auf die rechte Seite des Embryos beschränkt; die Asymmetrie scheint hier in noch ausgesprochenerem Maasse zum Ausdruck zu kommen, als dies bei Paludina der Fall ist (vgl. pag. 1017). Auch die Schale nimmt an der Asymmetrie theil, indem sie nach hinten rascher wächst. Sie ist napfförmig

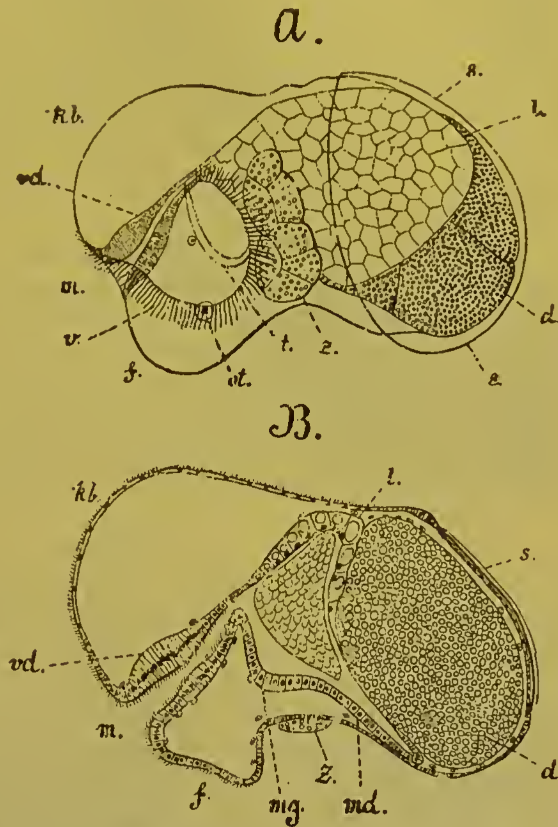


Fig. 602. *A* und *B* Embryo und medianer Längsschnitt eines Embryos von Fusus (nach Bobretzky).

d Dotter, *f* Fuss, *kb* Kopfblase, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *ot* Otocyste, *s* Schale, *t* Tentakel, *v* Velum, *vd* Vorderdarm, *z* Subvelarzellen.



Fig. 603. Längsschnitt durch einen Embryo von Nassa mutabilis auf wenig älterem Stadium als Fig. 601 *D* (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

Kopfabschnitt und Fuss des Embryos haben sich grösstentheils vom Dotter abgehoben, welcher die hintere Parthie des Embryos ausmacht.

ce.v Kopfblase, *f* Fuss, *m* Mund, *st* Magen.

geworden und bedeckt den grössten Theil des Eingeweidesackes (Fig. 601 *D*). Am hinteren dorsalen Theil des Fusses tritt als zartes Plättchen das Operculum auf (*C* und *D op*). Im Fuss ist eine schlauchförmige

Ectodermeinstülpung der Ventralfläche, wohl die Anlage der Fussdrüsse. zu erkennen (Fig. 601 *E* u. *D* u. 603). Das Velum, welches am Rücken noch nicht geschlossen ist, verlor seine vorher fast ringförmige Gestalt dadurch, dass der Mund mehr nach vorn rückte und an dieser Stelle ein Einschnitt im Velum auftrat (Fig. 601 *C*). Zugleich vergrösserte es sich und gewann damit die zweilappige Gestalt (*D* und *E*), welche wir schon früher von anderen Gastropodenlarven beschrieben. Mit diesen zeigt der Embryo von Nassa überhaupt jetzt eine grosse Uebereinstimmung, wie aus Fig. 601 *E* hervorgeht. Aehnlich liegen auch die Verhältnisse bei Fusus, dessen Embryonen anfangs ebenfalls eine von dem gewöhnlichen Verhalten mehrfach abweichende Gestaltung zeigen und denen von Nassa ähneln.

Für Nassa und Fusus ist von Bobretzky ein bisher nicht besprochenes Larvenorgan beschrieben worden, das sog. Larvenherz, welches auch bei anderen Gastropoden gefunden wurde (so z. B. von Salensky bei Calyptraea Nr. 98). Es soll dies Larvenherz (Fig. 601 *E lh*) ein dorsal hinter dem Velum gelegener Theil des Ectoderms sein, welcher mit mesodermalen Elementen in Verbindung steht und contractile Bewegungen ausführt. Wie diese Gegend sollen auch andere Theile des Embryos, z. B. Theile der Kopfblase und der Fuss, contractile Bewegungen ausführen können.

Ganz bedeutende Umwandlungen der Körpergestalt vollziehen sich bei einigen Prosobranchiern, welche sich einem parasitischen Leben an und in verschiedenen Echinodermen (Seesternen und Holothurien) anbequemen. Davon giebt die von Joh. Müller beschriebene Entoconcha mirabilis ein sprechendes Beispiel (No. 76). Dieselbe stellt einen in der Leibeshöhle von Synapta digitata lebenden an der Darmwand befestigten Schlauch dar, welcher in seiner Gestalt keineswegs an eine Schnecke erinnert, aber in seinem Brutraum Embryonen enthält, die denen anderer Prosobranchier sehr ähnlich sind. Sie besitzen ein, allerdings nicht sehr stark entwickeltes Velum, eine spiralig gewundene Schale, einen Fuss mit Operculum, Otolithenblasen u. s. f. Ihre Weiterentwicklung ist nicht bekannt, aber es ist wahrscheinlich, dass sie eine Zeit lang frei leben ähnlich wie die jungen Entovalven (pag. 942) und erst später in eine Holothurie einwandern.

Für die Erklärung der bedeutenden Umwandlung, welche die Entoconcha infolge ihres parasitischen Lebens erlitten hat, sind die von P. und F. Sarasin beschriebenen Prosobranchier (Thyca ectoconcha und Stilifer Linckiae) von Wichtigkeit (No. 103). Dieselben leben ectoparasitisch an Seesternen und dringen nur mittelst einer rüsselartigen Bildung tief in die Haut ein (Thyca) oder versenken sich sogar mit ihrem ganzen Körper in dieselbe (Stilifer). Schon diese ectoparasitischen Schnecken zeigen bedeutende Veränderungen ihres Baues. Noch mehr wird dies der Fall sein, wenn sie durch die Körperhaut des Wirthes hindurch in dessen Leibeshöhle eindringen. Dass ein solches Eindringen des Parasiten von aussen her wahrscheinlich ist, lehrt das Beispiel des bereits tief in die Haut eingegrabenen Stilifer. Die äussere Gestaltung sowohl wie die innere Organisation erleidet schliesslich wie bei vielen anderen Parasiten eine so tief eingreifende Veränderung, dass fast nichts mehr an die frühere Schnecke erinnert und dieselbe zu einem nur noch den Functionen der Ernährung und Fortpflanzung obliegenden Schlauch herabgesunken ist, wie ihn Entocolax und Entoconcha jetzt darstellen (W. Voigt, No. 129, Braun No. 15, Schiemenz No. 108).

B. Heteropoden.

Die Entwicklung der Heteropoden ist derjenigen der Prosobranchier, zu denen sie ja sonst auch in naher Verwandtschaft stehen sehr ähnlich, doch bedingt die besondere Gestaltung der ausgebildeten Thiere gewisse Abweichungen, welche zumal die spätere Entwicklung betreffen. Die Entwicklung der Heteropoden ist besonders von Leuckart (No. 67), Gegenbaur (No. 37), Krohn (No. 58a) und Fol (No. 31) studirt worden.

Einige jüngere Stadien der Embryonen von Firoloides lernten wir früher bereits kennen (pag. 999, Fig. 584 *A—C*). Der älteste dieser Embryonen befand sich noch auf dem Stadium der Invaginationsgastrula. Der Urdarm nimmt bald eine auffallend zweizipflige Form an, was an die von Erlanger für Paludina geschilderten Verhältnisse der Mesodermbildung in Form eines Cölomsackes erinnert (vgl. pag. 1003), aber wohl dadurch seine Erklärung findet, dass die von der Dorsalseite her entstehende Schalendrüse als zapfenförmige Einstülpung gegen den Urdarm vorwächst und eine Einsenkung desselben hervorbringt. Wenn die Schalendrüse sich wieder auszugleichen beginnt (Fig. 604), so nimmt auch der Urdarm wieder eine regelmässigere Gestalt an. Derselbe hat sich mehr ausgeweitet und erscheint auf diesem späteren Stadium sackförmig. Der Blastoporus geht in den bleibenden Mund über (Fig. 604 *o*). Die Schalendrüse erscheint zunächst von einem Propf bräunlicher Substanz erfüllt (*s*'); bei Paludina, wo Bütschli Aehnliches beobachtete, soll dieser Pfropf ausgestossen werden, ehe es zur Bildung der eigentlichen Schale kommt, während Fol diese Masse, welche die Schalendrüse erfüllt, beim Ausgleichen der Schalengrube direct in die Schale übergehen lässt.

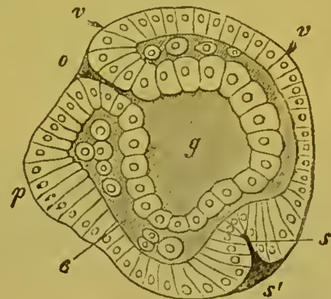


Fig. 604. Embryo von Firoloides desmaresti (nach Fol).
c primäre Leibeshöhle, *g* Urdarmhöhle, *o* Mund, *p* Fuss, *s* Schalendrüse, *s'* Schalenpfropf, *v* Velum.

In dem Stadium der Fig. 604 tritt bereits der präorale Wimperkranz auf, wodurch der Bereich des Velums (*v v*) abgegrenzt ist. Hinter dem Munde erscheint als Vorwulstung die Anlage des Fusses (*p*). Derselbe zieht sich in die Breite und nimmt dadurch die Form einer Platte an (Fig. 605 *B*). An seiner Basis tritt rechts und links ein Otolithenbläschen auf (*ot*). Vorn am Fuss bildet sich als eine Ectodermeinstülpung die zweilappige Fussdrüsse (*fd*). Seine hintere Parthie scheidet schon in diesem frühen Stadium ein dünnes Plättchen aus (*op*), welches nach Lage und Function dem Schalendeckel der Prosobranchier entspricht. Die Schale selbst ist an der Dorsalseite über der Schalendrüse zur Anlage gekommen, nachdem diese sich in ähnlicher Weise, wie wir es bereits bei den Lamellibranchiaten und Prosobranchiern kennen lernten, ausgeglichen und am Rücken ausgebreitet hat. Unter dem Schalenhäutchen lagern sich feine Kalkconcremente ab, welche zur Ausbildung der kalkigen Schale führen. Infolge ungleichmässigen Wachsthums nimmt auch hier die Schale bald eine gewundene Form an. Dies gilt für spätere Stadien. Bei Firoloides und Pterotrachea macht die Schale nur etwa zwei Windungen, bei Carinaria und Atlanta ist sie mehrfach gewunden.

Bisher fehlte dem Darmkanal der After. Nach Fol bezeichnen schon im Stadium der Fig. 604 zwei grössere Zellen, welche hinter dem Fuss auftreten, die Lage desselben und an dieser Stelle verbindet sich der nach vorn gekrümmte Mitteldarm mit dem etwas eingesenkten Ectoderm (Fig. 605 *ac*). Diese besonders ausgezeichneten Zellen waren ursprünglich in der ventralen Mittellinie gelagert; in Folge des auch hier bei den Heteropoden ungleichmässigen Wachsthums werden sie jedoch nach der rechten Seite verschoben, und so findet sich der After an der rechten Seite, wie wir dies ähnlich bereits von verschiedenen anderen Gastropoden kennen

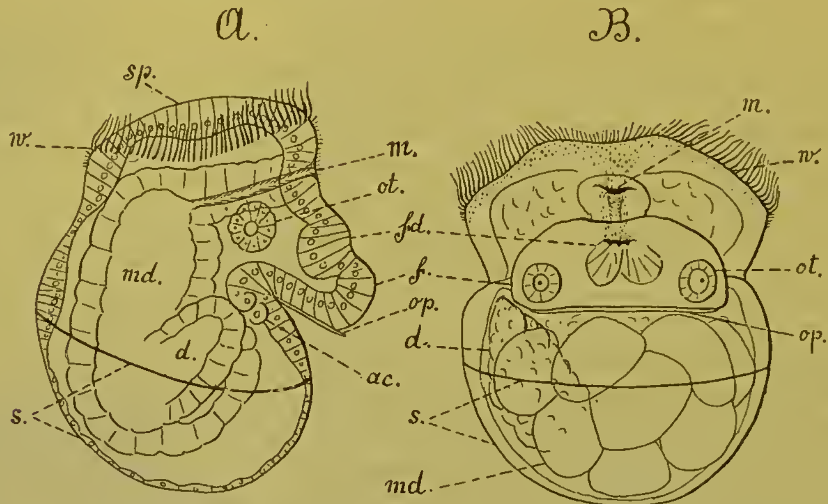


Fig. 605. *A* und *B* Embryonen von Firoloides desmaresti. *A* von der rechten Seite, *B* von der Ventralseite gesehen (nach Fol).

ac Analzellen, *d* hinterer Theil des Mitteldarmes, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *sp* Scheitelplatte, *w* Wimperkranz.

lernten (pag. 1020). Auf diesem Stadium befindet sich der Embryo ungefähr im Zustande der Trochophoraform. Er geht dann bald in das Veligerstadium über, indem das Velum zweilappig wird (Fig. 606). Diese Zweitheiligkeit des Velums kommt zunächst dadurch zum Ausdruck, dass der Mund in eine Einbiegung des präoralen Wimperkranzes rückt.

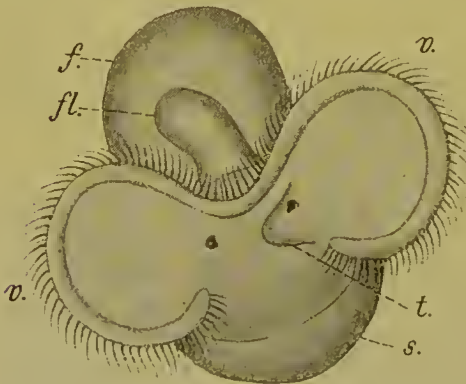


Fig. 606. Larve von Firoloides mit ausgebreitetem Velum (nach Krohn).

f Fuss, *fl* Flossenanlage, *s* Schale, *t* rechter Tentakel, an dessen Basis das eine Auge sichtbar ist. Der linke Tentakel fehlt noch, doch ist links das Auge vorhanden, *v* Velum.

Bis dahin scheint die Entwicklung der verschiedenen Heteropoden sehr übereinstimmend zu verlaufen (Fol). Die jetzt mit zweilappigem Velum, Fuss und napfförmiger Schale versehenen rundlichen Embryonen bewegen sich nunmehr wimpernd in der wie hohl gewordenen Eierschnur umher und verlassen diese bald, um sich als frei schwärmende Larven (Fig. 606) in langsamen Kreisen durch das Wasser zu bewegen (Gegenbaur). Ihre Bewegung wird rascher und gewandter, wenn sich die

Segellappen vergrössern und gegen einander beweglich werden. Nach KROHN zieht sich bei Firoloides und Pterotrachea das Velum jederseits in zwei sehr lange und sehr schmale Wimpel aus, wodurch also wohl ein ähnliches Bild zu Stande kommen muss, wie das von der in Fig. 594, pag. 1011 dargestellten Veligerlarve. Bei Atlanta ist das Velum jederseits in drei, jedoch erheblich kürzere Wimpel ausgezogen (Fig. 607), welche bei Carinaria wieder länger werden und den ebenfalls dreitheiligen Segellappen dieser letzteren Form eine grössere Aehnlichkeit mit den Larven der Firoloiden geben (GEGENBAUR, KROHN).

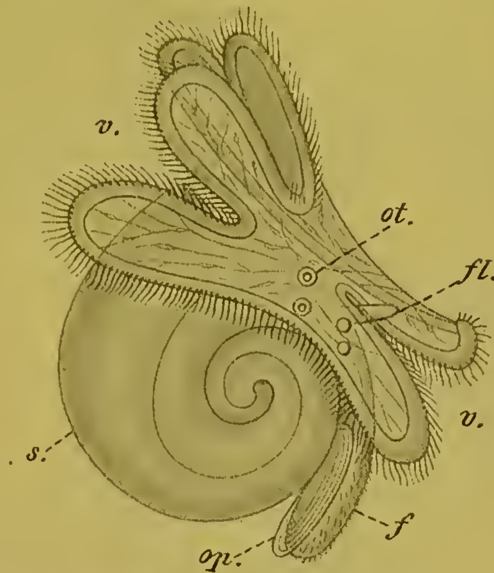


Fig. 607. Larve von Atlanta mit ausgebreitetem Velum (nach GEGENBAUR).
f Fuss, *fl* Anlage der Flosse, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *v* Velum.

Infolge der starken Ausbildung des Bewegungsapparates der Heteropodenlarven erscheint deren Metamorphose als eine besonders eingreifende. Sie beginnt damit, dass an der Vorderseite des Fusses dicht vor dessen Basis ein cylindrischer Fortsatz mit abgerundetem freien Ende auftritt (Fig. 606 und 607 *fl*), der sich bald verlängert und fortwährend schwingende Bewegungen ausführt. Dieser Fortsatz ist die Anlage der Flosse, welche ihrer Entstehung nach jedenfalls als dem Fuss zugehörig zu betrachten ist. Im Laufe der

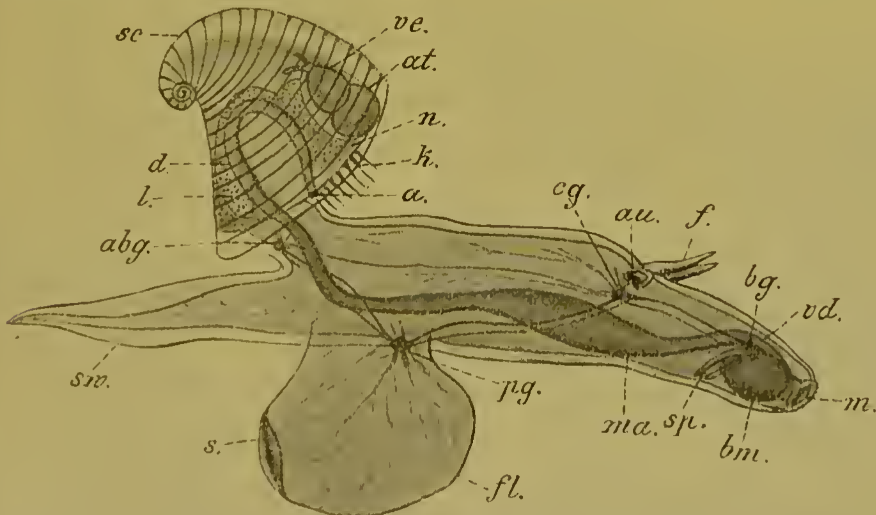


Fig. 608. Eine Carinaria in seitlicher Ansicht (nach SOULEYET und GEGENBAUR).
a After, *abg* Abdominalganglion, *at* Atrium, *au* Auge, *bg* Buccalganglion, *bm* Buccalmasse, *cg* Cerebralganglion, *d* Darm, *f* Fühler, *fl* Flosse, *k* Kiemen, *l* Leber, *m* Mund, *ma* Magen, *n* Niere, *pg* Pedalganglion, *s* Saugnapf, *sc* Schale, *sp* Speicheldrüsen, *sw* Schwanz, *vd* Vorderdarm, *ve* Ventrikel.

Metamorphose flacht sich der cylindrische Fortsatz von den Seiten her ab und nähert sich damit der definitiven Gestalt des Kielfusses (Fig. 608 *fl*).

Diese Abflachung erstreckt sich von hinten nach vorn, so dass an der schon kielförmigen Flosse zunächst noch ein Rest der früheren cylindrischen Anlage festsitzt, welcher sich bei Firoloides mehr am Vorderrande, bei Pterotrachea etwas weiter unten bezw. hinten findet. Allmählich wird auch dieser Rest in die abgeplattete Flosse einbezogen (KROHN). Bei einigen Arten von Atlanta tritt die Flosse gleich anfangs als ein an den Seiten abgeflachter Vorsprung an der Vorderseite des Fusses auf, steht also dort seiner definitiven Gestalt schon näher. Auch zeigt sich bei diesen Formen bereits der Saugnapf, welcher dicht am Hinterrande des Kielfusses liegt und sich durch diese Lage als hauptsächlichster Theil des Gastropodenfusses zu erkennen gibt. Dies geht daraus ohne Weiteres hervor, dass die Flosse am Vorderende des Fusses ihren Ursprung nimmt, die Hinterseite des letzteren aber vom Operculum bedeckt ist (Fig. 606, 607), die zwischenliegende Parthie, d. h. die eigentliche Fussanlage muss also jedenfalls in die Bildung des Saugnapfes übergehen (Fig. 609 *A*), falls letzterer nicht etwa als eine secundäre Bildung anzusehen wäre. Zumeist tritt der Saugnapf erst weit später hervor; bei den Firoloiden kommt er überhaupt nur den Männchen zu und ist hier also zu einem blossen Geschlechtscharakter geworden. Bei den letztgenannten Formen (auch bei Carinaria Fig. 608) liegt der Saugnapf ziemlich weit unten am Rande der Flosse, wird also in diese mit einbezogen, so dass dadurch ihr pedaler Charakter noch deutlicher hervortritt. Dass der Saugnapf nicht nur eine nachträgliche Differenzirung der Flosse darstellt, dürften Formen wie Oxygyrus beweisen, bei denen der Saugnapf ein von der Flosse unabhängiges, hinter derselben gelegenes Gebilde darstellt (Fig. 609 *A*). Es ist dadurch eine grosse Uebereinstimmung mit dem Verhalten einiger Prosobranchier gegeben (Rostellaria, Strombus Fig. 609 *B*), bei denen sich die hintere Parthie des Fusses als besonderer Deckelträger von dem vorderen Theil, der Kriechsohle, absetzt. Diese Auffassung entspricht im Ganzen der von GEGENBAUR und neuerdings besonders von GROBBEN (No. 38) vertretenen Deutung des Heteropodenfusses.



Fig. 609. *A* ein Oxygyrus, *B* ein Strombus, beide in seitlicher Ansicht (nach SOULEYET und KIENER).

a Augen, *f* Fühler, *fl* Flosse, *h* hinterer Theil des Fusses, *op* Operculum (Schalendeckel), *r* Rüssel, *s* Saugnapf, *sc* Schale, *sw* Schwanz (hinterster Abschnitt des Fusses), *v* vorderer Theil des Fusses.

Auch der Schwanz des Heteropodenkörpers (Fig. 608 *sw*) entsteht vom Fuss aus und zwar (bei Atlanta) als ein dicht hinter dem Saugnapf gelegener Vorsprung (KROHN). Bei seiner Vergrösserung drängt

dieser ebenfalls cylindrische Fortsatz die hintere mit dem Deckel versehene Parthie des Fusses mehr nach der Dorsalseite, eine Lage, welche dieselbe auch beibehält, wo der Deckel wie bei Atlanta zeitlebens erhalten bleibt. Zumeist wird derselbe jedoch, wie auch die Schale, abgeworfen (Firoloides, Pterotrachea).

Während sich die besprochenen Umwandlungen des Fusses vollzogen, erreichte das Velum allmählich seine stärkste Ausbildung und ging sodann wieder zurück. Auf dem Velarfeld traten schon früher die Anlagen der Fühler, merkwürdiger Weise ganz unsymmetrisch auf; zuerst ist nur einer derselben vorhanden (Fig. 606 *t*). An der Basis der Fühler entstehen auch hier die Augen. Die Fühler können bei einigen Formen wieder rückgebildet werden (Pterotrachea). Ehe das Thier die Schale abwirft, war das Velum bereits grösstentheils zurückgebildet worden, und nur Spuren davon finden sich zu dieser Zeit noch in der Gegend der Augen.

Nicht nur in Folge der oben geschilderten Entwicklung des Schwanzabschnittes, sondern auch durch eine Streckung der vorderen Parthien (Ausbildung des sogen. Rüssels) wächst der Körper stark in die Länge (Fig. 608). In Folge der bedeutenden Streckung des Fusses und der vorderen Parthie sitzt der Eingeweidesack ähnlich wie bei anderen Gastropoden der Oberseite des Körpers auf (Fig. 608). An der Grenze gegen den letzteren ist die Mantelhöhle entstanden und haben sich die Kiemen gebildet. Wo die Schale erhalten bleibt, bedeckt sie den Eingeweidesack (Carinaria Fig. 608) und bei der auch im ausgebildeten Zustand mit Schalendeckel versehenen Atlanta kann noch das ganze Thier in sie zurückgezogen werden.

C. Opisthobranchier.

Die Entwicklung der Opisthobranchier ist an verschiedenen Formen und von einer grossen Anzahl Forschern studirt worden, doch beziehen sich diese Beobachtungen hauptsächlich auf die früheren Stadien und sind leider nicht immer sehr gründlich. Zumeist gelangte die Embryonalentwicklung, sowie die jüngeren Zustände der frei schwärmenden Larve zur Untersuchung, da sich die späteren Stadien in Gefangenschaft nur schwer oder gar nicht halten lassen. Nachdem schon Sars (No. 104 und 105) und Lovén (No. 69) die Hauptzüge der Entwicklung festgestellt hatten, beschäftigten sich dann Alder und Hancock (No. 1), Nordmann (No. 80), C. Vogt (No. 127), M. Schultze (No. 113), Keferstein (No. 52 und 53) hauptsächlich mit der Ausbildung der Larvenformen und der äusseren Körpergestalt überhaupt, während Ray Lankester (Lamell. No. 29 Litt.), Trinchese (No. 125), Blochmann (No. 8), Rho (No. 93) auch den inneren und zumal den frühesten Entwicklungsvorgängen ihre Aufmerksamkeit widmeten. Bezüglich einer Reihe anderer Forscher muss auf das Literaturverzeichniss und den folgenden Text verwiesen werden. Aus den vorliegenden Angaben ist zu ersehen, dass die Entwicklung der verschiedenen Formen in ziemlich übereinstimmender Weise verläuft.

In Folge des Dotterreichthums der Eier scheint die Gastrulation für gewöhnlich durch Epibolie zu erfolgen. Der Blastoporus zeigt zu einer gewissen Zeit die Form eines nicht sehr langen Spaltes, so z. B. bei Fiona und Elysia (Haddon No. 40), Ercolania (Trinchese), Aplysia (Blochmann). Dieser Spalt schliesst sich von hinten nach vorn und schwindet entweder ganz, wobei dann an der Stelle, wo er zum Schluss

gelangt, als Ectodermeinsenkung der Mund entsteht. So verhält sich die Sache nach Blochmann's Beobachtungen bei Aplysia, und Aehnliches ist aus C. Vogts Darstellung für Elysia zu entnehmen. Bei Fiona scheint es nach Haddon zweifelhaft, ob der Blastoporus völlig zum Schluss gelangt und der Mund an der vorderen Schlussstelle entsteht, oder ob nicht der Blastoporus direct in den Mund übergeht, derart, dass bei der von hinten nach vorn erfolgenden Verengerung des Spaltes eine Oeffnung verbleibt und an dieser die Einsenkung des Ectoderms zur Bildung des definitiven Mundes erfolgt. Das letztere Verhalten ist aus den allerdings nicht so sicheren Darstellungen von Trinchese (No. 125) und Langerhans (No. 62) für die Aeolidier und Doris zu entnehmen. Jedenfalls aber scheint aus alledem sicher hervorzugehen, dass die Lage des Mundes dem Vorderende des spaltförmigen Blastoporus entspricht.

Für die nächste Ausgestaltung des Embryos werden die Veränderungen der umfangreichen Entodermmasse bedeutungsvoll sein. Ueber sie liegen besonders Beobachtungen an Aplysia vor (Blochmann). Von den Makromeren haben sich Zellen abgeschnürt und während die kleineren (Fig. 581 *B*, III u. IV, pag. 996) in Folge des geringeren Dottergehaltes bald in die entodermale Bildungsmasse übergehen, bleiben die beiden grossen Makromeren (I u. II, Fig. 581) in ihrem mächtigen

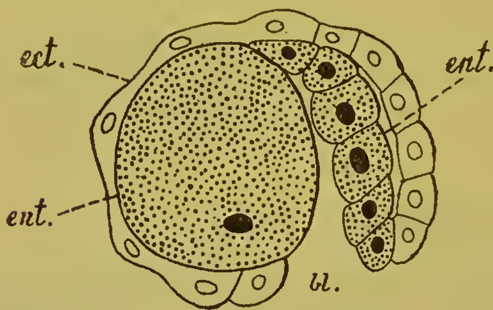


Fig. 610. Embryo von Aplysia limacina im optischen Schnitt (nach Blochmann).

bl Blastoporus, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm.

Umfang erhalten. Die kleineren Entodermzellen heben sich von den grösseren ab und dadurch kommt es nach Blochmann auch hier zur Bildung eines Urdarmes, der zum Theil aus den kleinen Zellen, zum Theil aus den Makromeren besteht (Fig. 610). Die epibolische Gastrula würde somit auch hier in die Gestaltung einer Invaginationsgastrula übergehen, wie dies auch bei anderen Gastropoden der Fall sein soll (vgl. pag. 999). Erst jetzt erfolgt der schon früher besprochene Schluss des Blastoporus sowie die Einsenkung des Stomodaeums (Fig. 611 *m*). Da, wo die Makromeren nicht direct dem Ectoderm anliegen, breiten sich die kleineren Entodermzellen aus. Der Darm, der noch immer zum Theil von den Makromeren gebildet wird, welche aus einander gewichen sind, erscheint jetzt als geschlossener Sack. Bisher war von einer Mesodermanlage nichts zu bemerken, und nach Blochmann tritt sie erst spät in Form eines rechts und links vom Stomodaeum gelegenen Zellenhäufchens auf, dessen Ursprung er nicht feststellen konnte. Dagegen beschreibt Trinchese für die Aeolidier zwei deutliche und grosse Urmesodermzellen, deren Ursprung wohl wie derjenige der von Rho bei Chromodoris gesehenen Mesodermanlage auf die Makromeren zurückzuführen ist.

An der dem Munde entgegengesetzten Seite des Embryos tritt eine zuerst seichte, später tiefere Einsenkung auf, die Schalendrüse (Fig. 611,

A sd), über welcher bald das Schalenhäutchen zur Ausscheidung kommt. Zwei an der Ventralseite vor der Schalendrüse gelegene Zellen *(az)*, welche sich in Folge ihres bedeutenden Umfanges über die Oberfläche erheben (Fig. 611), bezeichnen die Lage des später entstehenden Afters. Diese Zellen waren bei Aplysia schon in früheren Stadien zu bemerken und lagen dann am Hinterende des Blastoporus (Analzellen). Sie wurden bei verschiedenen Opisthobranchiern (Acera, Aeolis, Doris) schon von Langerhans beschrieben und zur Bildung des Afters in Beziehung gesetzt; die gleiche Bedeutung schreibt ihnen auch Trinchese bei den Aeolidiern und Fol bei den Heteropoden und Pteropoden zu.

Vor dem Munde und weiter hin gegen die Dorsalseite haben sich bereits früher die Zellen des präoralen Wimperkranzes differenzirt und damit den Bezirk des Velums abgegrenzt (Fig. 611 *v*). An der Ventralseite hinter dem Munde tritt als Wulstung der Fuss auf (*f*), dahinter

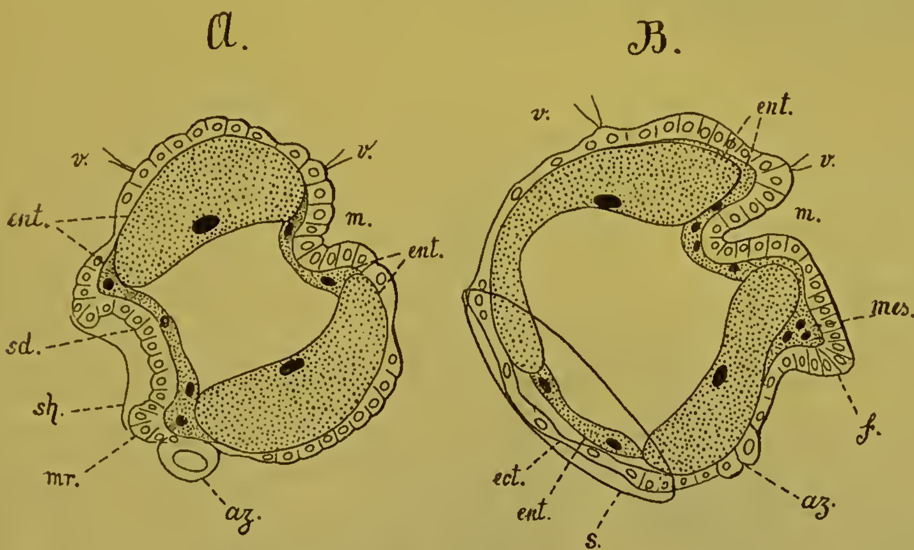


Fig. 611. *A* und *B* Embryonen von Aplysia limacina in verschiedenen Altersstadien (nach Blochmann).
az Analzellen, *ect* Ectoderm, *ent* Entoderm, *f* Fuss, *m* Mund, *mes* Mesoderm, *mr* Mantelrand, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sh* Schalenhäutchen, *v* Velum.

erkennt man noch die Analzellen. Das Schalenhäutchen hat sich bereits weiter ausgebreitet. Der Embryo befindet sich jetzt auf einem Folgestadium der Trochophora, welche hier nicht in so deutlicher Weise hervortritt, wie bei manchen anderen Gastropoden, sondern in Folge der reichlicheren Dottermenge gewisse Modificationen erlitt. Immerhin lässt sich dieses Stadium an den von Ray Lankester, Trinchese und anderen Forschern untersuchten Opisthobranchiern deutlich erkennen. Ein Embryo von Aplysia, welchen Ray Lankester (Cap. XXVI. Litt. No. 29, Taf. 8; Fig. 17) von Pleurobranchidium abbildet, zeigt die grösste Uebereinstimmung mit den Embryonen von Firoloides (Fig. 605 *A*).

Das Trochophorastadium geht durch quere Ausbreitung des Velums in die Veligerlarve über, und an dieser erleidet in Folge ähnlicher Wachsthumsvorgänge, wie sie bereits früher geschildert wurden, die symmetrische Gestaltung gewisse Modificationen. Ueberhaupt sind die zunächst folgenden Entwicklungsvorgänge den für die Prosobranchiaten dargestellten

sehr ähnlich, so dass hier nur die Hauptpunkte hervorgehoben werden sollen.

Die beiden Segellappen der Larve sind sehr umfangreich und verleihen ihr ein charakteristisches Aussehen (Fig. 612 *v*). Sie bleiben ungetheilt, sind sehr breit und erscheinen mit langen dicken Wimpern besetzt, doch trägt der Einschnitt zwischen ihnen gewöhnlich kürzere und zarte Wimpern, so dass dadurch die Zweilappigkeit des Velums noch deutlicher hervortritt. Die Schale ist aus ihrer flachen und später napfförmigen Gestalt bei der frei schwimmenden Larve bereits in eine gewundene Form übergegangen. Der Fuss erhält an der Rückseite ein Operculum (*op*). Somit finden wir bei den Opisthobranchiern im Ganzen dieselben Verhältnisse wieder, welche wir auch bei den Prosobranchiern und Heteropoden kennen lernten. Obwohl die meisten Opisthobranchier im ausgebildeten Zustand der Schale ganz entbehren oder dieselbe nur in ziemlich rudimentärer Beschaffenheit aufweisen, besitzen die Larven eine gewundene Schale, in welche sich das Thier zurückziehen und welche sie durch einen Deckel abschliessen kann (M. Sars). Die Schale und vor Allem der Deckel wird zumeist abgeworfen. Wo auch das ausgebildete Thier eine Schale besitzt, darf man sicher annehmen, dass sie aus der Larvenschale hervorgegangen ist. Nur bei wenigen Opisthobranchiern ist die Schale im ausgewachsenen Zustand noch so umfangreich, dass sich das ganze Thier in sie zurückziehen kann, und nur ausnahmsweise ist noch ein Schalendeckel vorhanden, so bei Actaeon (Tornatella). Die Larvenschale zeigt bei einigen Formen (Sacoglossen) nach Trinchese eine zierliche netzförmige Structur an der Oberfläche, bei den meisten anderen Larven ist sie glatt.

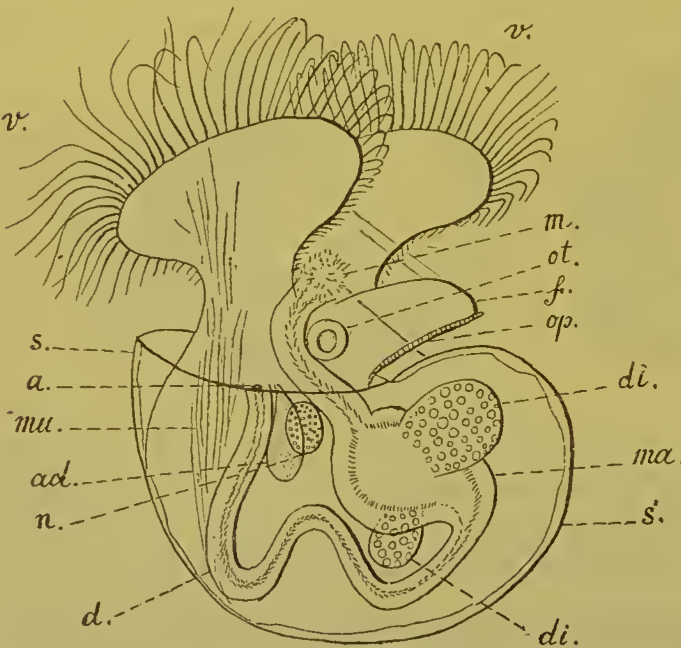


Fig. 612. Veligerlarve eines Opistobranchiers. *a* After, *ad* Analdrüse (?, wahrscheinlich Excretionsorgan wie *n*), *d* Darmkanal, *di* Divertikel des Magens, *f* Fuss, *m* Mund, *ma* Magen, *mu* Muskel (Retractor des Velums), *op* Opereulum, *ot* Otolithenblase, *s* Schale, *v* Velum.

Bezüglich der inneren Ausbildung der Veligerlarve ist zunächst zu erwähnen, dass von der am ventralen Einschnitt des Velums gelegenen Mundöffnung der (erst in späteren Stadien mit der Radula versehene) Vorderdarm nach hinten läuft und sich mit dem umfangreichen Mitteldarm verbindet. An diesem sind zwei seitliche Ausbuchtungen von differentem Umfang vorhanden (Fig. 612 *di*), die von besonders dotterreichen Zellen gebildet werden und also ihren Ursprung wohl auf die

Makromeren zurückleiten. Als Divertikel des Entodermsackes entsteht auch der hintere Theil des Mitteldarmes, welcher sich erheblich verlängert, nach vorn umbiegt und nach Vereinigung mit dem Ectoderm an der rechten Seite des Körpers ziemlich weit vorn in der Nähe des Schalenrandes nach aussen mündet (Fig. 612).

Ueber die Differenzirung des Mesoderms ist bei den Opisthobranchiern noch wenig bekannt. Vom Velum aus zieht ein starker Muskel nach hinten, wo er sich an die Schale festsetzt (Fig. 612 *mu*). Er kann auch (von einem Punkte der Schale ausgehend) in zwei starken Aesten entwickelt sein. Ein anderer, aber nur kurzer Retractor des Velums erstreckt sich zwischen dessen Basis und derjenigen des Fusses. Er entstand aus einzelnen spindel- oder sternförmigen Mesodermzellen, welche sich an der rechten Seite der Larve in dieser Gegend anlagerten.

Dieser letztere Muskel führt regelmässig rhythmische Bewegungen aus, weshalb er nach Trinchese von verschiedenen Beobachtern fälschlicher Weise für ein Herz gehalten wurde. Das sog. Larvenherz, welches bei verschiedenen Prosobranchiern, z. B. bei Nassa, beschrieben wurde (Fig. 601 *E*, pag. 1026) hat eine etwas andere Lage als jener Retractor, doch setzt es sich ebenfalls aus langgestreckten Mesodermzellen zusammen.

Urnieren in der Gestalt, wie sie bei den Prosobranchiern (Paludina) und Pulmonaten vorkommen (pag. 1015), hat man nach den uns vorliegenden Darstellungen bei den Opisthobranchiern nicht gefunden, sondern man beschrieb als Urnieren bläschenförmige Gebilde, welche in der Dorsalgegend hinter dem Velum rechts und links von dem Oesophagus gelegen sind. Für Excretionsorgane hat man sie hauptsächlich deshalb gehalten, weil sie mit stark lichtbrechenden Concretionen erfüllt sind. Einen Ausführungsgang scheinen sie niemals zu besitzen.

So viel uns scheint, herrscht über die Excretionsorgane der Opisthobranchierlarven ziemliche Verwirrung. So ist von Trinchese bei den Aeolidiern eine paarige oder auch unpaare Drüse von beutelförmiger Gestalt mit längerem oder kürzerem Ausführungsgang, welcher sich in der Nähe des Afters nach aussen öffnet, unter dem Namen einer Analdrüse beschrieben worden. Bei Ercolania ist diese Drüse unpaar und stark pigmentirt. Neben dem After soll auch ein von Rho für Chromodoris beschriebenes drüsenartiges Gebilde ausmünden. Man denkt dabei unwillkürlich an die Anlage der definitiven Niere, eine Auffassung, welche neuerdings übrigens von Mazarelli (Nr. 74) vertreten wird. Dieser Autor führte ähnliche Gebilde auf das Mesoderm zurück. Es ist hier besonders von einem, merkwürdiger Weise sogar als „anales Auge“ in Anspruch genommenen Organ die Rede. Dasselbe liegt bei verschiedenen Opisthobranchierlarven (nach Lacaze-Duthiers und Pruvot [No. 60] bei Aplysia, Philine, Pleurobranchus, Doris, Aeolis) an der Ventralseite in der Nähe des Afters, ist stark pigmentirt und dürfte wohl mit jenen erwähnten drüsigen Gebilden identisch sein. Nach Mazarelli soll es, wie gesagt, vom Mesoderm herrühren, doch führten es Lacaze-Duthiers und Pruvot, welche die Entstehung dieses vermeintlichen Larvenauges genauer verfolgten, auf das Ectoderm zurück. Letzteres ergibt sich auch aus den Untersuchungen, die R. Heymons über die Entwicklung dieses Gebildes anstellte, und somit würde es also nicht als ein wirkliches Nierenorgan aufgefasst werden können, sondern eher mit jenen Excretionsorganen verglichen werden müssen, welche wie die für die Prosobranchier beschriebenen Subvelarzellen ebenfalls vom

Ectoderm geliefert werden (vgl. pag. 1010). Dass man es mit Excretionsorganen zu thun hat, scheint zweifellos. Einigermaassen Sicheres über die Beziehungen dieser Organe wird sich aber erst aussagen lassen, wenn man ihre Entwicklung sowie auch ihr späteres Schicksal bei den einzelnen Formen genauer kennt.

Von Sinnesorganen der Larve sind besonders die umfangreichen Otolithenblasen an der Fussbasis zu erwähnen. Starke Cilien treten wie bei anderen pelagischen Larven im Centrum des Velarfeldes verschiedener Formen auf, so bei Fiona, Polycera, Elysia, Philine nach HADDON (No. 40). Bei den Aeolidiern trägt das Fussende einige lange starre Cilien. Augen finden sich auf dem Velarfeld (jedenfalls dann, wenn hier auch die Fühler zur Anlage kommen), doch fehlen sie vielen Larvenformen gänzlich.

Die besonders stark modificirten Formen unter den Opisthobranchiern, wie z. B. die Gattungen Limapontia und Phyllirhoe weisen die

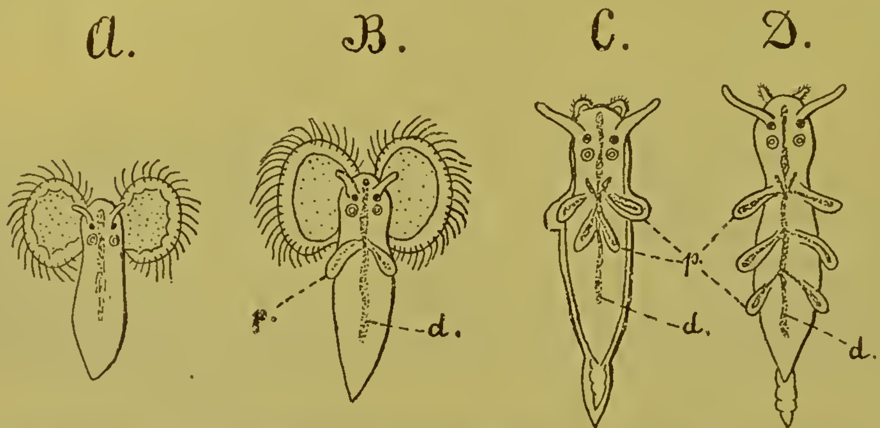


Fig. 613. *A—D* Veligerlarven und junge Thiere von Tergipes Edwardsii (nach NORDMANN).
d Darmkanal, *p* Rückenpapillen.

mit zweilappigem Velum und gedeckelter Schale versehenen Larven in gleicher Weise auf wie die ursprünglicheren Formen (ALDER u. HANCOCK No. 2, A. SCHNEIDER No. 112).

Unsere Kenntniss von der Umwandlung der Larve in das ausgebildete Thier stützt sich hauptsächlich auf die Angaben von MAX SCHULTZE und NORDMANN über Tergipes Edwardsii und lacinulatus (No. 80 u. 113).

Die Larven von Tergipes Edwardsii erscheinen, wenn sie noch mit der Schale versehen sind, bereits etwas in die Länge gestreckt. Sie sind mit zwei ganz besonders umfangreichen ovalen Segellappen versehen. Auf dem Velarfeld tragen sie ein Paar Fühler und an deren Basis die Augen. Wahrscheinlich schwärmen die Larven in diesem Zustand längere Zeit umher. Dann zieht sich der Mantel von der Schale zurück und legt sich dichter an den Körper an. Dadurch wird das Abwerfen der Schale vorbereitet, welches erfolgt, wenn das Velum noch in seiner vollständigen Entwicklung vorhanden ist. Somit kommt es also zur Bildung einer Veligerlarve ohne Schale und Deckel, die ein recht eigenthümliches Aussehen darbietet (Fig. 613 *A*). Dieselbe nähert sich übrigens durch die Längsstreckung des Körpers schon bedeutend dem fertigen Zustand.

Bei dem von M. Schultze beobachteten Tergipes verläuft der Uebergang in etwas anderer Weise, indem bei dieser Form das Velum rückgebildet wird, bevor es zum Abwerfen der Schale kommt. Im letzteren Falle muss die Larve früher zu einer kriechenden Lebensweise übergehen. Die schalenlosen und mit umfangreichem Velum versehenen Larven des Tergipes Edwardsii schwimmen zuerst noch mit grosser Geschwindigkeit umher wie die beschalte Form, beginnen dann aber bereits zu kriechen, wenn der Körper umfangreicher wird (Fig. 613 *B*). Die Segel fangen nunmehr an sich zurückzubilden, bis auf ein Paar vor dem Munde gelegener, rundlicher Fortsätze (Fig. 613 *C*), von denen man angenommen hat, dass sie zu den Lippentastern werden.

Dieser Uebergang der Reste des Velums in die Tastorgane am Munde ist zumal von Lovén vertreten worden, der schon für die Mundlappen der Lamellibranchiaten die gleiche Entstehungsweise annahm (pag. 944). Ray Lankester lässt bei Limnaeus die Reste des Velums in diese subtentaculären Lappen übergehen; doch wird für die letztere Form ein solches Verhalten in Abrede gestellt. Es ist bereits früher (pag. 1014) angegeben worden, dass für Onchidium die Beobachtung Ray Lankester's durch Joyeux-Laffuie Bestätigung fand.

Schon bei der noch mit grossen Velarlappen versehenen Larve trat ein Paar der für diese Nacktschnecken so charakteristischen Rückenanhänge auf, in welche sich bald die Divertikel des Mitteldarmes erstrecken (Fig. 613 *C*). Von den letzteren ist nun ein weiteres Paar bereits gebildet, welches dem nächsten Papillenpaar zugehört. Mit der Ausbildung weiterer Fortsätze nähert sich das junge Thier immer mehr seiner definitiven Gestalt, doch muss es (nach Nordmann) vorher eine Häutung durchmachen, während deren es sich völlig ruhig verhält und von der abzustossenden Haut wie von einer durchsichtigen Scheide umgeben ist. Diese Membran ist wohl als die abgehobene Cuticula anzusehen.

D. Pteropoden.

Die erste Entwicklung der Pteropoden besitzt mit derjenigen anderer Gastropoden grosse Uebereinstimmung. Es wurde schon früher gezeigt, dass der Embryo anfangs die Form einer epibolischen Gastrula besitzt und aus ihr in die einer Invaginationsgastrula übergeht (Fig. 585 *A* und *B*, pag. 999). Das Entoderm bildet sich späterhin durch starke Vermehrung seiner Zellen direct in das Epithel des Mitteldarmes um; doch scheinen bei einigen Formen die Makromeren längere Zeit erhalten zu bleiben, wobei der Uebergang in das definitive Entoderm ein minder einfacher ist. Der Blastoporus ist spaltförmig. An seiner Stelle entsteht durch eine Ectodermeinsenkung der Mund. Ursprünglich entspricht die Lage des Blastoporus dem vegetativen Pol des Eies. Nach den bisher vorliegenden Darstellungen darf man annehmen, dass dann eine Lagenverschiebung des Mundes, bezw. durch das weitere Wachsthum des Embryos eine Gestaltsveränderung desselben stattfindet. Auch nach dieser zeigt er zunächst noch eine rundliche Form. Am einen Ende grenzt sich durch einen Ring stark bewimperter Zellen das Velarfeld ab, und dicht dahinter liegt jetzt der Mund. Ziemlich an der, dem Scheitelfeld gegenüber liegenden und jedenfalls dem Rücken entsprechenden Parthie tritt eine, bei den verschiedenen Formen mehr oder weniger umfangreiche Ectodermeinsenkung, die Schalendrüse, auf. Das ganze Innere

des Embryos ist von den dotterreichen Makromeren erfüllt. Es ist jetzt nur noch ein Schritt bis zur Gestalt der gewöhnlichen Mollusken-Trochophora, welche auch die Pteropodenlarve annimmt. Das Velum wird deutlicher, hinter dem Munde tritt als umfangreiche Ausbuchtung der Fuss hervor. Wenn dann neben dem Fuss die Otolithenblasen, und hinter demselben die beiden (auch bei den Pteropoden vorhandenen) Analzellen auftreten, besitzt der Embryo eine grosse Aehnlichkeit mit den früher als Trochophorastadium der Opisthobranchier beschriebenen Embryonen, bezüglich deren wir auf die ebenfalls sehr übereinstimmend gebauten Embryonen von Firoloides hinwiesen (vgl. pag. 1035).

Auf dem zuletzt geschilderten Stadium, oder auch noch früher, kann der Embryo frei werden und lebhaft umherschwärmen, da er bereits mit einem starken Velum versehen ist. Bis hierher ist die Entwicklung der verschiedenen Pteropoden ziemlich übereinstimmend, weiterhin zeigt sie aber bald Differenzen in der Ausbildung der Larvenformen, besonders im Hinblick auf die Gestaltung des Velums und der Schale. Ausserdem verhalten sich die Gymnosomen insofern abweichend, als bei ihnen aus dem Veligerstadium eine eigenthümliche, von mehreren Wimperkränzen umgürtete Larvenform hervorgeht.

Eine gewisse Differenz in der Ausbildung der frühen Entwicklungsstadien wird auch dadurch hervorgebracht, dass nach Fol die Reihenfolge, in welcher die Organe: Velum, Mund, Schalendrüse, Fuss etc. auftreten, bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene ist. Dadurch wird die Vergleichung der betreffenden Stadien etwas erschwert, doch ist das Endergebniss, wie erwähnt, sehr übereinstimmend.

Die Embryonalentwicklung einer ganzen Anzahl von Pteropoden (Cavolinia, Hyalocylis, Hyalea, Creseis, Styliola, Cleodora, Cymbulia, Clio) ist von Fol eingehend studirt worden, welcher Forscher zugleich eine Darstellung der weiteren Ausbildung und der Metamorphose gab (No. 32). Die letzteren Verhältnisse wurden vor ihm besonders von Joh. Müller, Gegenbaur und Krohn an denselben Gattungen, sowie an Tiedemannia und Pneumodermon untersucht (No. 77—79, 37 und 58a).

Thecosomen. Die Trochophoraform der Larve geht bald in das Veligerstadium über, indem am Velum ein dorsaler und ventraler Einschnitt auftritt, und dasselbe dadurch eine zweilappige Gestalt erhält. Das Velum wird von einem vorderen Ring stärkerer, zur Bewegung dienender, und einem hinteren Ring schwächerer Wimpern umsäumt, welche letzteren dem Munde Nahrung zuführen (Gegenbaur, Fol). Bei Cleodora tritt auf dem Velarfeld ein Band von Cilien auf und zwar zu einer Zeit, wenn sich die Larve noch auf dem Stadium der Trochophora befindet. Andere Pteropoden, z. B. Cavolinia, zeigen auf dem Velarfeld ein centrales Wimperbüschel, wie wir es bereits früher von anderen Molluskenlarven kennen lernten.

Die Ausdehnung des Velums ist bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene. Bei Hyalea, wo es nur kurze Zeit besteht, wird es wenig umfangreich. Fig. 614 zeigt das Velum von einer schon etwas älteren Larve einer solchen Form (Cavolinia). Weit umfangreicher wird das Velum bei Cleodora, Cymbulia, Tiedemannia (Fig. 615 *A* und *B*), bei denen jeder der beiden Lappen sich wieder auszieht, so dass es vierlappig erscheint. Besonders deutlich tritt dieses Verhalten an einer von Gegenbaur beschriebenen, der Gattung Creseis angehörigen Larve her-

vor (Fig. 615 *C*), bei welcher das Velum noch einen bedeutenden Umfang aufweist, wenn die Schale bereits sehr lang ist. Vom vorderen Körpertheil geht ein starker Retractor aus, welcher sich am Hinterende der Schale inserirt (Fig. 616 *A r*).

Die Schale nimmt ihre Entstehung von der Schalendrüse aus, welche sich gegen das Ende des Körpers hin verlagert. In ihr tritt nach Fol sehr oft ein Pfropf stark lichtbrechender Substanz auf, welcher in einigen Fällen vielleicht abnormer Weise gebildet wird, bei Cymbulia aber das normale Verhalten darstellen soll. Die Substanz soll sich dann unter der Schale ausbreiten. Letztere wird als cuticulares Häutchen abgeschieden, nachdem sich die Schalengrube allmählich wieder ausgeglichen hat. Anfangs ist ihre Gestalt meist uhrglasförmig. Dann vertieft sie sich und wird becherförmig (Cavolinia, Hyalea, Cleodora u. a.), oder sie rundet sich zu einem ungefähr eiförmigen Gebilde ab, ähnlich der Embryonalkammer der Cephalopoden, wie es z. B. bei Creseis, Cymbulia und den Gymnosomen der Fall ist, um diese letzteren bezüglich der Schalenbildung gleich hier mit zu erwähnen. An diese junge, hintere Parthie der Schale setzen sich dann neue Lagen an, deren Grenze man als Zuwachsstreifen erkennt. So kommt die umfangreiche, bei den Hyaleiden und Gymnosomen gestreckte, bei den Cymbuliden gewundene Larvenschale zu Stande (Fig. 614 *q*, 615 *A—C*, 616 *A*, *s*). In die Schale lagern sich Kalksalze ein. Sie entbehrt der Scheidewände.

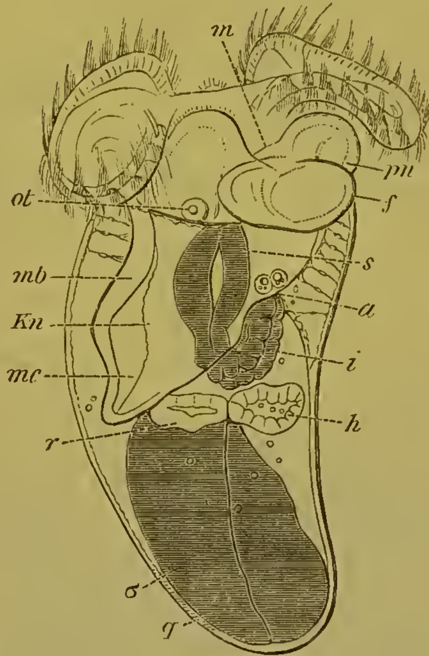


Fig. 614. Larve von Cavolinia tridentata, von der rechten und Ventralseite gesehen (nach Fol aus Balfour's Handbuch).

a Gegend des Afters, die beiden Analzellen, *f* Mittelfuss, *h* Herz, *i* Darmkanal, *kn* contractiler Rückensinus, *m* Mundgegend, *mb* Mantel, *mc* Mantelhöhle, *ot* Otolithenblase, *pn* Flossenanlage, *q* Schale, *r* Nierensack, *s* Magen, *σ* Nahrungsdotter.

Die Ausbildung der definitiven Schale gestaltet sich bei den Hyaleiden sehr einfach, indem nach vorn weitere Schichten angelagert werden, doch grenzt sich die Larvenschale durch eine Einschnürung gegen den definitiven Theil der Schale ab. An dieser Stelle wird bei Cavolinia eine Querwand abgeschieden, nachdem sich der Körper des Thieres aus dem hinteren Theil der Schale zurückgezogen hat. Diese als Larvenschale bezeichnete Parthie zersplittert später und geht also verloren. Bei anderen Hyaleiden bleibt die Larvenschale auch im ausgebildeten Zustand bestehen (Styliola) und der hintere Theil des Körpers zieht sich nicht aus ihr zurück (Hyalea, Creseis). Die gewundene Larvenschale der Limaciniden geht direct in die definitive Schale über, indem zu den schon vorhandenen neue Windungen hinzukommen (Limacina, Spirialis). Bei den Cymbuliden unterscheidet sich die Larvenschale kaum von derjenigen des in der Metamorphose begriffenen jungen Thieres. Diese verkalkte Schale

wird abgeworfen, und es tritt dann die vom Mantel umgebene definitive Knorpelschale auf, welche durch Verdickung des Bindegewebes entsteht, also mit einer echten Molluskenschale in keiner Weise verglichen werden kann (Pelseneer).

Durch die soeben besprochene Umformung der Schale sind schon zum Theil die Veränderungen charakterisirt, welche die Gestalt der Larve erfährt. Sie streckt sich bei den Hyaleiden mehr oder weniger stark in die Länge und erfährt bei den Cymbuliden und Limaciniden eine Aufrollung (Fig. 615 *A* und *B*). Uebrigens lassen auch Formen mit gestreckter Schale einen Anklang an die Windungen erkennen; so zeigt die Schale von Cavolinia und anderen Hyaleiden eine jagdhornförmige Gestalt, indem sie am Ende leicht gebogen ist. Auffallender Weise entspricht die Concavität dieser leicht gebogenen Schalen nicht der Ventralseite, wie gewöhnlich, sondern ist dorsal gelegen. Dies soll mit einer Drehung zusammenhängen, welche der hintere Körpertheil dieser Formen erfährt (Boas, No. 9 und 10). Die gewundene Schale stellt jedenfalls das ursprünglichere Verhalten dar. Sie persistirt bei den ausserdem noch mit einem Schalendeckel versehenen Limaciniden zeitlebens.

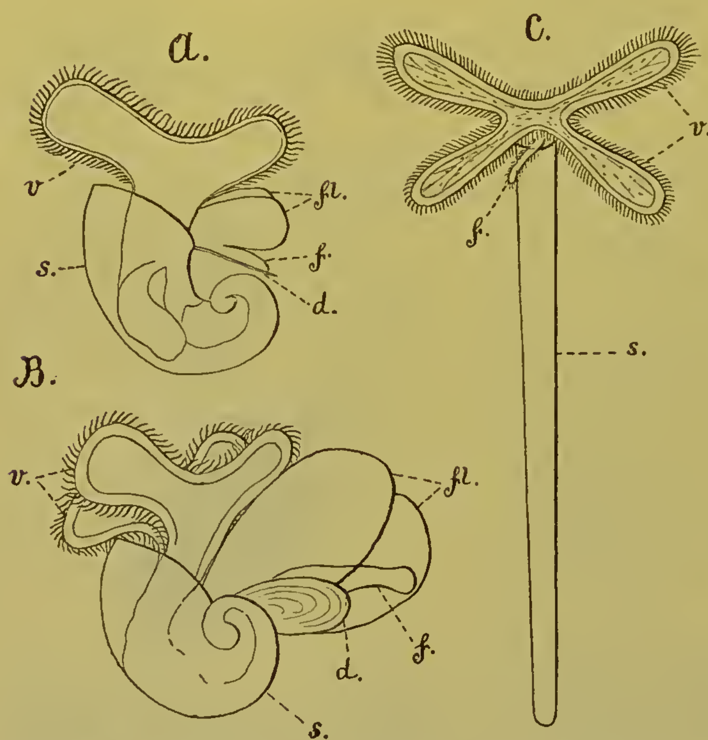


Fig. 615. *A—C* Larven von Tiedemannia *(A)*, Cymbulia Peronii *(B)* und Creseis acicula *(C)* (nach Krohn und Gegenbaur).
d Deckel (Operculum), *f* mittlerer Zipfel des Fusses, *fl* Flossen, *s* Schale, *v* Velum.

Von grossem Einfluss auf die Aenderung der äusseren Gestalt ist die Ausbildung des Fusses. Ursprünglich stellte derselbe einen umfangreichen, hinter dem Munde gelegenen Vorsprung dar. Während die mittlere Parthie des Fusses ihren Umfang nicht sehr beträchtlich vergrössert und zunächst nur die Form eines konischen oder zungenförmigen Zapfens annimmt, sieht man seitlich am Fuss zwei Vorsprünge auftreten, welche bald bedeutend wachsen (Fig. 614 *pn* und 615 *A fl*) und die Gestalt zweier umfangreicher Lappen, der sog. Flossen, annehmen (Fig. 615 *B fl*). Welchen beträchtlichen Umfang die Flossen im weiteren Verlauf der Metamorphose erreichen können, ist zur Genüge bekannt. Auch der Mittelfuss nimmt an Umfang zu. Bei den Cymbuliden entwickelt er nach hinten den fadenförmigen Anhang. Aus der Entwicklung ergibt sich zweifellos, dass die Flossen

vom Fuss aus ihren Ursprung nehmen, wie dies übrigens schon Joh. Müller und Krohn beobachteten.

Die Veligerlarven der Pteropoden zeigen eine grosse Uebereinstimmung mit denjenigen der Opisthobranchier, was besonders bei den mit einer gewundenen Schale versehenen Formen hervortritt (Fig. 615 *A* und 612 pag. 1036). Die hintere Parthie des Mittelfusses trägt auch hier ein Operculum, welches bei den Limaciniden zeitlebens erhalten bleibt, bei den Cymbuliden jedoch nach Verlust der Schale ebenfalls abgeworfen wird und bei den Pteropoden mit gerader Schale überhaupt nicht vorhanden ist. Von einer wohl ausgebildeten Urniere ist bei den Pteropodenlarven nichts bekannt; es möchte sein, dass in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse wie bei den Opisthobranchiern vorliegen. Der innere Bau könnte im Uebrigen jedenfalls für eine solche Vergleichung sprechen. Wir denken hier z. B. an die beiden mit Nährmaterial erfüllten Säcke, welche ähnlich wie bei den Opisthobranchiern als Anhänge des Mitteldarmes vorhanden sind. Bei der Bildung des Darmkanals differenzirt sich das Entoderm in der Weise, dass die medialen (ventralen und dorsalen) Parthien zum Mitteldarmepithel werden, die seitlichen Parthien aber aus grossen dotterreichen Zellen gebildet erscheinen und, indem sie sich taschenförmig ausbuchten, zu jenen Nährsäcken werden. Man sollte meinen, dass diese Säcke die Leber liefern, doch wird diese nach Fol's Angabe unabhängig von ihnen als Ausstülpung des Mitteldarmes gebildet. Ein hinteres rohrförmiges Divertikel des Mitteldarmsackes richtet sich gegen die Ventralfläche und verschmilzt an der durch die Analzellen bezeichneten Stelle mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters. Dieser liegt entweder in der Mittellinie hinter dem Fuss und wird erst secundär nach der linken Seite verschoben (Hyaleiden), oder er liegt von Anfang an der rechten Seite des Körpers (Cymbuliden, Gymnosomen). Aehnliche Anzeichen einer Asymmetrie finden sich auch sonst noch, z. B. die seitliche Entstehung der Mantelhöhle. Dies weist darauf hin, dass die im ausgebildeten Zustand ziemlich symmetrisch gebauten Pteropoden von asymmetrischen Formen herstammen.

Mit der zunehmenden Ausbildung der Flossen erfährt das Velum eine allmähliche Zurückbildung. Der Mund nimmt seine definitive Lagerung zwischen den Flossen ein. Durch das Schwinden des Velarfeldes tritt die vor dem Fuss gelegene früher, sehr umfangreiche Kopfparthie der Larve sehr stark zurück. Später knospen in dieser Gegend die beiden Fühler hervor, welche die rudimentären Augen tragen. Dieses Zurücktreten gegenüber dem mächtig entwickelten und weit nach vorn gerückten Fuss ist für die Thecosomen sehr charakteristisch. Bei Tiedemannia allerdings erhebt sich die Mundparthie zur Bildung des sich nach hinten umbiegenden Rüssels. Mit dem nach vorn fortschreitenden Wachsthum der Schale kam es zur Bildung der Mantelhöhle. Nachdem die Schale die Basis des Fusses erreicht hatte, senkte sich (nach Fol bei den Hyaleiden) an der rechten Seite zwischen der Basis des Fusses und des Velums eine spaltförmige Höhle ein, die sich dann nach dem Rücken, besonders aber nach der Ventralseite hin ausbreitete. Die so gebildete Mantelhöhle umgibt schliesslich den Körper (Eingeweidesack) von drei Seiten, so dass er (bei den Hyaleiden) nur noch an der linken Rückenseite mit dem Mantel bezw. der Schale im Zusammenhang steht.

Die ventrale Lagerung der Mantelhöhle bei den Hyaleiden ist sehr auffällig, da die Mantelhöhle der Gastropoden sonst eine dorsale Lage aufweist. Nach Boas handelt es sich hierbei um eine Drehung, welche der Eingeweidesack und die mit ihm verbundene Schale erfahren hat. Dafür spricht, dass bei jüngeren Larven die gebogene Schalenspitze nicht wie bei den ausgebildeten Thieren dorsal, sondern nach der linken Seite gerichtet ist. Diese Vorgänge lassen sich mit den früher (pag. 1021) für die Erwerbung der Asymmetrie geschilderten nicht ohne Weiteres in Einklang bringen, sondern es sind hier jedenfalls weitere Veränderungen in Folge von Anpassung an die abweichende Lebensweise hinzugekommen.

Diejenigen Entwicklungsvorgänge, welche in ähnlicher Weise wie bei anderen Formen verlaufen, z. B. die Bildung der Otolithenbläschen, der Zungentasche u. a., wurden hier nicht besonders erwähnt.

Gymnosomen. Aus der Trochophora geht eine mit grossem zweilappigen Velum versehene Larve hervor. Die anfangs napf-, später eiförmige Schale ergänzt sich durch zuwachsende Lagen zu einer nach vorn erweiterten Röhre (Fig. 616 *A*), welche meistens die Zuwachsstreifen in engeren oder weiteren Zwischenräumen erkennen lässt. Ventral hinter dem Mund ist bereits die zipfelförmige Anlage des Fusses zu erkennen (Fig. 616 *A f*). Dieser Zustand der Larve, in welchem sie den Larven der gradschaligen Thecosomen sehr ähnlich ist, bleibt nicht lange erhalten. Die Schale wird abgeworfen, und das Velum gelangt zur Rückbildung. Mit dem Schwinden des Velums oder auch schon vorher, treten an der Larve drei Wimperkränze auf (Fig. 616 *B* und 617 *A*). Bei solchen Larven, welche die Wimperkränze bereits vor dem Schwinden des Velums und dem Abwerfen der Schale zeigen, ist die Vertheilung derselben so, dass der vorderste Wimperkranz zwischen Segel und Fuss, der hinterste dicht vor der Schalenmündung gelegen ist. In diesem Fall ist der Hinterleib noch länger; bei anderen Larven findet man den hinteren Wimperkranz beinahe am Ende des Körpers (Fig. 616 *B*). Das Velum scheint zu den Wimperkränzen in keiner Beziehung zu stehen. Nach seiner Rückbildung bietet die Larve eine für Molluskenlarven sehr eigenthümliche Gestaltung, welche eher an die von mehreren Wimperkränzen umgürteten Annelidenlarven erinnert. Diese stellen ebenfalls ein

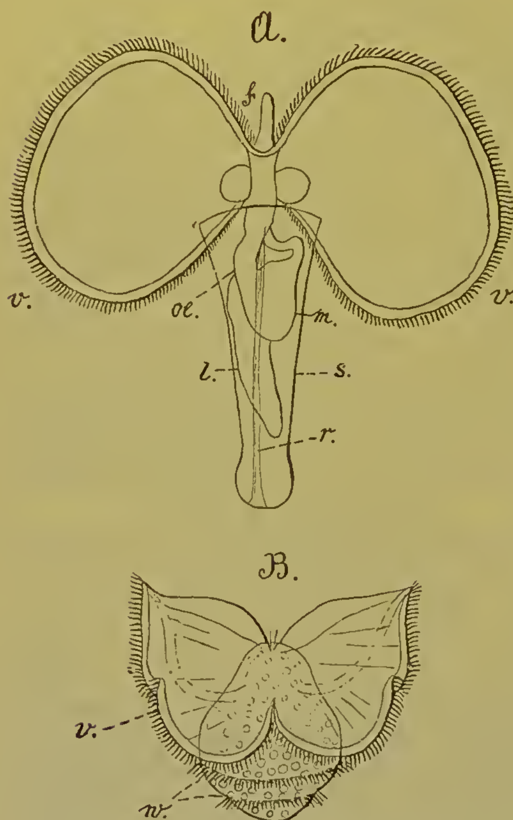


Fig. 616. *A* und *B* Larven von Clioiden in verschiedenem Entwicklungszustand (nach Krohn und Gegenbaur).
f Fusszipfel, *l* Leber, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *r* Rückziehmuskel, *s* Schale, *v* Velum, *w* Wimperkränze.

Folgestadium der Trochophora dar, wie schon früher (pag. 183) bemerkt wurde und wie wir an verschiedenen polytrochen Larven beobachten konnten. Der Vergleich mit den Annelidenlarven ist schon von GEGENBAUR angestellt worden, und ebenso wurde schon früher betont, dass diese Uebereinstimmung eine mehr zufällige und von keinerlei höheren Bedeutung ist.

Die über die Entwicklung der Gymnosomen mitgetheilten Thatsachen beziehen sich auf Clionen und Pneumodermon, die sich im Ganzen ziemlich übereinstimmend zu verhalten scheinen, wie die Beobachtungen von JOH. MÜLLER, GEGENBAUR, KROHN und FOL ergeben. Die Zugehörigkeit der Larven konnte vielfach nicht mit genügender Sicherheit festgestellt werden.

Der Mund liegt auf dem vorderen rüsselförmigen Vorsprung der Larve, der After findet sich ventral zwischen dem ersten und zweiten Wimperkranz nach der rechten Seite verschoben. Zwei neben dem Munde gelegene zugespitzte Auswüchse stellen die Anlage der sog. Kopfkegel dar (Fig. 617 *B*). Etwas weiter nach hinten, aber jedenfalls vor dem vorderen Wimperreifen gelegen, tritt die mit den Saugnäpfen versehene Anlage der Fühler auf (JOH. MÜLLER). Bei ausgestecktem Rüssel scheinen dieselben in späteren Stadien mehr nach hinten gerückt (Fig. 617 *B*). Den Fuss lernten wir bisher nur als einen zipfelförmigen Anhang der Bauchseite kennen. Wie erwähnt, liegt derselbe hinter dem ersten Wimperkranz. Schon früher entstand an ihm ein hohlkehlenartig nach vorn gebogener Vorderlappen; der zipfelförmige Theil liegt hinter diesem und erscheint jetzt nach hinten gerichtet. Dicht hinter dem Vorderlappen des Fusses, zu beiden Seiten des Zipfels, macht sich die erste Anlage der Flossen in Gestalt sehr kleiner abgerundeter, aus Vertiefungen des Leibes hervorragender Läppchen bemerkbar (KROHN).

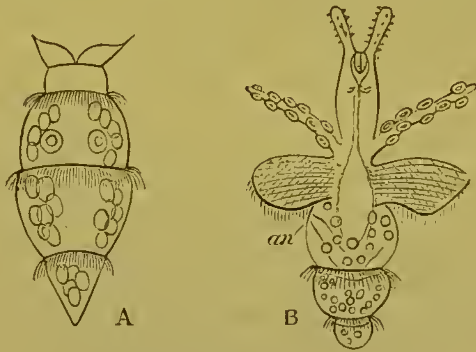


Fig. 617. *A* und *B* zwei verschieden alte Larven von Pneumodermon (nach GEGENBAUR aus BALFOUR's Handbuch). *an* After.

Die weitere Metamorphose besteht in dem Wachsthum der genannten Theile und der Rückbildung der Wimperkränze. Zuerst scheint der vorderste derselben, sodann der mittlere zu schwinden; der hinterste findet sich noch, wenn das junge Thier die definitive Grösse erreicht hat, doch geht wohl auch er später verloren.

Es müssen hier noch einige Erläuterungen über die Stellung hinzugefügt werden, welche wir den Pteropoden anwiesen. Bis in die neuere Zeit wurden dieselben vielfach als eine besondere, den Gastropoden, Cephalopoden etc. gleichwerthige Classe der Mollusken angesehen. Allerdings ist dagegen schon früher Einwand erhoben worden. Auf Grund der anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunde rechnet man sie jetzt den

Gastropoden zu[1]) und stellt sie speciell in die Nähe der Opisthobranchier, worauf die Gestaltung der Centralorgane des Nervensystems und Circulationsapparats, sowie der Hermaphroditismus hinweist. Von Bedeutung für die Auffassung der Pteropoden muss ferner dasjenige Organ sein, welches ihrem Körper die charakteristische Gestaltung verleiht, nämlich der Schwimmapparat. Aus der Entwicklungsweise der Flossen geht hervor, dass sie durch Umwandlung der Seitentheile des Fusses entstehen. Es ist von Interesse, dass bei einigen Pteropoden (den Gymnosomen) das Protopodium seine Function als Kriechsohle noch beibehalten hat, indem es ähnlich wie der Saugnapf der Heteropoden zum Festhaften dient (SOULEYET No. 121; GROBBEN No. 39). Man hat die Flossen als Epipodien aufgefasst, PELSENEER erklärt sie dagegen für Verbreiterungen des ganzen Fussrandes. Solche flossenartige Verbreiterungen (Schwimmlappen) treten bei verschiedenen Opisthobranchiern auf, und es lag sehr nahe, die Pteropoden von derartigen Formen herzuleiten. GROBBEN, sowie BOAS und PELSENEER (No. 84), die beiden neueren Bearbeiter der Pteropoden, haben diese Auffassung in letzter Zeit energisch vertreten. Seitliche Verbreiterungen der Fusssohle finden sich bei Philine (Bulla), Acera, Gasteropteron. Diese Opisthobranchier, welche zu einer ähnlichen Lebensweise wie die Pteropoden befähigt sind, hat man daher als Ausgangspunkt für die mit Hilfe ihrer Flossen frei schwimmenden Pteropoden angesehen. Von ihnen würde man zunächst die Thecosomen ableiten müssen, wie dies auch PELSENEER thut, während er die Gymnosomen von ähnlichen Formen wie die Aplysien ihren Ursprung nehmen lässt. Bei den Aplysien sind nämlich die Schwimmlappen wie bei den Gymnosomen etwas mehr dorsal gelegen. PELSENEER reiht im Systeme der Opisthobranchier die Thecosomen direct den Bulliden an und stellt die Gymnosomen in die Nähe der Aplysiden. Auch BOAS sieht die Pteropoden als den Opisthobranchiern sehr nahe stehend an und hebt die grosse Uebereinstimmung der inneren Organisation zwischen Bulliden und Thecosomen besonders hervor. Zwischen Gymnosomen und Thecosomen findet er grosse Unterschiede, schon deshalb, weil er die Flossen beider Abtheilungen nicht für homolog erachtet. Da aber auch nach ihm die Gymnosomen wie die Thecosomen auf Tectibranchier zurückzuführen sind, so haben sie immerhin eine gemeinsame Wurzel. Nach unserer Auffassung scheint die Entwicklung für einen Zusammenhang beider Abtheilungen zu sprechen. Die Larvenform beider ist eine sehr übereinstimmende; besonders auffällig ist in dieser Beziehung die geradgestreckte lange Schale der Gymnosomenlarven, welche denen der Thecosomen sehr gleicht. Sie ist ein Merkmal, welches auf ein längeres pelagisches Leben der ausgebildeten Thiere hindeutet, denn pelagisch leben auch die Larven der Opisthobranchier. Wir möchten daher annehmen, dass die Gymnosomen auf ähnliche Formen wie die Thecosomen zurückzuführen sind und erst später die Veränderung erlitten, welche sie jetzt in Bau und Entwicklung zeigen. Dass sie in der zum Theil erhaltenen Fusssohle ein allem Anschein nach ursprünglicheres Merkmal zeigen, dürfte hierbei kaum in Betracht kommen, da einzelne primitive Charaktere auch bei sonstiger Umgestaltung erhalten bleiben können. Uebrigens steht es gar nicht fest, ob dieser Charakter noch von Anfang her erhalten ist.

---

[1]) Von Vertretern dieser Auffassung heben wir nur FOL, SPENGEL, GROBBEN, BOAS und PELSENEER hervor. In R. HERTWIG's Lehrbuch finden wir die Pteropoden als Unterabtheilung der Gastropoden, und CLAUS führt sie neuerdings ebenfalls als solche und zwar hinter den Opisthobranchiern auf.

Wenn wir die Pteropoden gesondert behandelten, so erscheint uns eine solche Stellung als besondere Abtheilung ausserhalb der Opisthobranchier in Folge ihres immerhin stark abweichenden Körperbaues berechtigt. Wir wollen damit die Beziehungen zu Formen wie den Bulliden, speciell Gasteropteron durchaus nicht in Abrede stellen. Es ist sogar möglich, dass sich zu diesen Formen entwicklungsgeschichtlich noch nähere Beziehungen ergeben werden, als sie jetzt schon bestehen. Dies würde der Fall sein, wenn die von C. Vogt beschriebene Entwicklungsgeschichte eines Cephalophoren sich wirklich auf Gastropteron bezöge, wie Gegenbaur vermuthet (No. 128). Diese Veligerlarve entwickelt zwei ganz flossenartige Gebilde, ohne sich in Folge verschiedener anderer Merkmale wirklich mit einer Pteropodenlarve vergleichen zu lassen. Die konische quergeringelte Schale ähnelt übrigens wieder einer Gymnosomenschale und würde zu der Larve eines Opisthobranchiers wenig passen. Sie wird noch innerhalb der Eischale abgestossen. Die Zugehörigkeit der in Rede stehenden Larve zu Gastropteron ist übrigens von Krohn (No. 58b) direct in Abrede gestellt worden, indem er eine andere Larve für die der betreffenden Schnecke hält. Uns ist nicht bekannt, ob seither über diese höchst interessante und für die Auffassung der Pteropoden möglicher Weise wichtige Larvenform wieder Beobachtungen gemacht wurden.

E. Pulmonaten.

Zu der Entwicklung der Pulmonaten bietet sich von den Opisthobranchiern her eine Ueberleitung durch das schon früher (pag. 1013) erwähnte Onchidium. Diese amphibiotisch an Seeküsten lebende Form entwickelt Embryonen mit grossem zweilappigen Velum. Beide Segellappen sind mit langen Wimpern besetzt, während an dem Einschnitt zwischen den Lappen kleine und zartere Cilien stehen. Der Embryo zeigt somit eine grosse Uebereinstimmung mit den Veligerlarven der Opisthobranchier. Obwohl das ausgebildete Thier schalenlos ist, besitzt der Embryo eine gewundene Schale ähnlich derjenigen der marinen Gastropoden. Dagegen fehlt das Operculum nach der von Joyeux-Laffuie gegebenen Darstellung (No. 51), und der im Veligerstadium schon sehr umfangreiche Fuss erscheint an der Vorder- und Rückseite in gleicher Weise mit zarten Wimpern bedeckt. Die Schale wird bereits während des Embryonallebens abgeworfen, und auch das Velum gelangt noch in der Eihülle zur Rückbildung.

In Bezug auf das nach Joyeux-Laffuie kaum zweifelhafte Fehlen des Operculums ist darauf hinzuweisen, dass den Pulmonaten ein solches überhaupt nicht zukommt; doch besitzt eine Lungenschnecke, Amphibola, einen Schalendeckel, welcher die gewöhnliche Beschaffenheit und Lage (hinten am Rücken des Fusses) zeigt (No. 66). Leider ist diese australische Form nur wenig bekannt, und eine genauere Kenntniss ihres anatomischen und ontogenetischen Verhaltens wäre recht erwünscht. Den Embryonen von Auricula und Scarabus soll allerdings nach Semper's Beobachtung ein Operculum zukommen (No. 118 II, pag. 100).

Nach dem Abwerfen der Schale erfährt der Mantel bei Onchidium eine Verschiebung gegen den Rücken hin, wodurch der vorher asymmetrisch (an der rechten Seite) gelagerte After in die Mediane zu liegen kommt. Mit dem Wegfall der Schale bahnt sich also secundär wieder eine symmetrische Lagerung der Organe an, eine Erscheinung, welche auch bei anderen Nacktschnecken (so bei verschiedenen Opisthobranchiern) ein-

treten kann, deren After wieder in die Mittellinie an das Ende des Eingeweidesackes rückt.

Bezüglich der weiteren Entwicklung von Onchidium ist hier nur zu erwähnen, dass dasselbe innerhalb des Eies bereits die Gestaltung des ausgebildeten Thieres annimmt.

Nahe Verwandte von Onchidium, die Vaginuliden, besitzen nach SEMPER's und IHERING's Beobachtung das vollentwickelte zweilappige Velum, sowie die Larvenschale nicht mehr (No. 116), obwohl die Laichmasse noch ganz dieselbe charakteristische Beschaffenheit zeigt wie bei Onchidium (pag. 991). Diese Formen würden sich somit als dem Landleben schon mehr angepasst erweisen, falls sich jene kurzen Mittheilungen über die Entwicklung derselben bewahrheiten.

Onchidium wie auch Vaginulus sind opisthopneumon, und dieses Merkmal zusammen mit den übrigen Organisationsverhältnissen, sowie dem Entwicklungsmodus dieser Schnecken, weist darauf hin, dass man in ihnen Formen vor sich hat, in denen sich die marinen Opisthobranchier zu landbewohnenden Thieren erheben. Die Zugehörigkeit der Onchidien und Vaginuliden zu den Pulmonaten, welche man auf Grund obiger Verhältnisse anzweifeln könnte (JOYEUX-LAFFUIE), wird von den neueren Untersuchern dieser Schnecken aufrecht erhalten (v. JHERING No. 46, SIMROTH No. 120)[1]. Da auch bei den zweifellosen Pulmonaten das Veligerstadium noch vorhanden sein kann, wenn auch meist in ziemlich reducirtem Zustande, so wird sich vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte nichts gegen die Zugehörigkeit dieser Formen zu den Pulmonaten einwenden lassen, doch weist ihre Entwicklung ganz besonders darauf hin, dass man es in ihnen mit Uebergangsformen zu thun hat, wofür auch die Lebensweise besonders der Onchidien spricht (pag. 1014).

Was die Ausbildung des Velums betrifft, so soll gleich hier bemerkt werden, dass dasselbe nach SEMPER's Beobachtung bei einigen tropischen Formen (Auricula, Scarabus No. 118) in ähnlicher Weise wie bei Onchidium wohl entwickelt ist (R. BERGH No. 5, pag. 175). SEMPER nimmt an, dass die Larven dieser Formen frei im Meere schwimmen. Da sie, wie schon bemerkt, auch einen Schalendeckel besitzen, zeigen sie somit grosse Uebereinstimmung mit den Larven der Opisthobranchier. Im Allgemeinen tritt bei den Pulmonaten das Velum stark zurück. Dieselben durchlaufen das Stadium der Invaginationsgastrula. Bezüglich des Zustandekommens der letzteren finden sich bei den einzelnen Formen mannigfache Modificationen, welche durch den wechselnden Dotter bedingt sind. So erscheint der Urdarm in Folge seiner Zusammensetzung aus den grossen dotterreichen Zellen anfangs als ein massiges Gebilde mit engem Lumen, doch pflegt er sich später auszuweiten und stellt dann einen geräumigen Sack dar. Auch die anfangs enge Furchungshöhle weitet sich allmählich aus. Der Embryo zeigt jetzt eine rundliche Gestalt. Sein animaler Pol ist oftmals durch die dort liegenden Richtungskörper gekennzeichnet; am gegenüberliegenden vegetativen Pol findet sich der anfangs weite, später enger werdende und dann zumeist spaltförmige Blastoporus. Dieser schliesst sich von hinten nach vorn, doch kann dabei, wie es scheint, eine vordere kleine Oeffnung erhalten bleiben. Jeden-

[1]) Ganz neuerdings hat PLATE sich in eingehender Weise mit dem Studium der Onchidien beschäftigt. Nach den von ihm gegebenen Mittheilungen (2. Versamml. der Deutsch. Zool. Gesellschaft in Berlin 1892) betrachtet auch er diese Schnecken als zu den Pulmonaten gehörig; doch findet er ebenfalls Beziehungen zu den Opisthobranchiern. Damit würden die obigen Ausführungen im Ganzen Geltung behalten, so viel wir aus jenen mündlich gemachten Mittheilungen entnahmen.

falls findet an dieser Stelle mittelst einer Ectodermeinsenkung die Bildung des Mundes statt, und wenn der Blastoporus erhalten bleibt, so wird er durch das Stomodaeum ziemlich weit nach innen an die Stelle des Mageneingangs verlegt (Fol No. 33, Rabl No. 91, Wolfson No. 131).

Die rundliche, an der Ventralseite oftmals etwas abgeplattete Form des Embryos erfährt durch das Auftreten der Schalendrüse, des Fusses und des Velums einige Veränderungen. Die Schalendrüse erscheint an der Rückenfläche gegenüber dem Munde als Ectodermeinstülpung (Fig. 618). Sie kann sich so tief einsenken, dass man sie verschiedentlich für die Anlage des Enddarmes gehalten hat. Später gleicht sie sich wieder aus, um die Schale in der gewöhnlichen Weise über sich abzuscheiden; bei Limax jedoch, deren Schale von Anfang an eine innere ist, wird die Schalendrüse taschenförmig und schnürt sich vom Ectoderm ab (Fol). Eine Vorwölbung des Körpers hinter dem Munde bezeichnet die Lage des Fusses (Fig. 618). Das Velum tritt in Form zweier (aus grossen vacuolenreichen Zellen gebildeter) querer Aufwulstungen vor dem Munde auf, welche sich bandförmig um einen grossen Theil des Vorderkörpers herumziehen, aber vorläufig nicht zum Schluss gelangen oder auch (bei dem oft sehr rudimentären Zustande des Velums) diesen völligen Schluss niemals erreichen, so z. B. bei Planorbis (Fig. 618 *v*). Auf diesem Stadium kann man den Embryo mit Ray Lankester der Trochophora gleichstellen; zuweilen wie bei Limnaeus ist auch die äussere Form der Trochophora noch bewahrt, indem vom Velum ein umfangreicher präoraler Abschnitt gegen den hinteren Theil abgegrenzt wird (Ray Lankester, Fol). Eine Verdickung am präoralen Pol bezeichnet die Scheitelplatte. Dass die für die Veligerlarven so charakteristische Zweitheiligkeit des Velums auch hier hervortritt, ist schon durch die Art und Weise seiner Entstehung bedingt. Gewöhnlich ist nicht nur das Veligerstadium, sondern auch die Trochophoraform bei den Pulmonaten stark reducirt, doch lässt sich die letztere in allen ihren Haupttheilen regelmässig noch nachweisen.

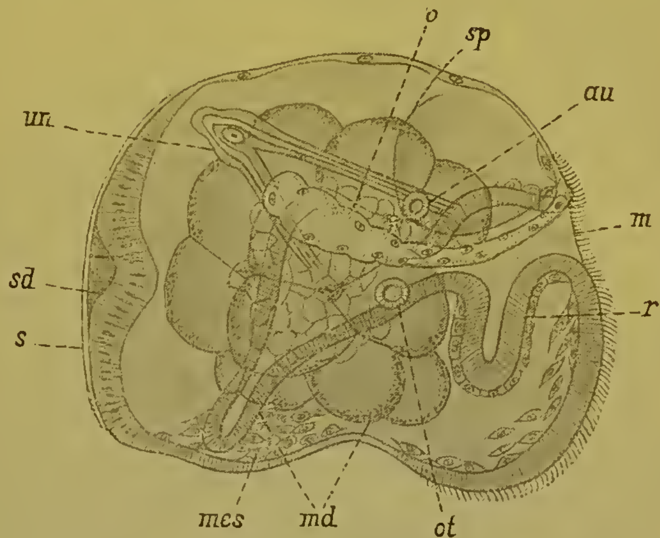


Fig. 618. Planorbis-Embryo von der Seite gesehen (nach Rabl).
au Auge, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *ot* Otolithenblase, *r* Radulatasche, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *sp* Scheitelplatte, *un* Urniere, *v* Velum.

In dem etwa der Trochophora entsprechenden Stadium besteht der Darmkanal aus dem ectodermalen Vorderdarm, welcher schon bald als eine ventrale Aussackung die Radulatasche erhalten kann (Fig. 618 *r*), und dem höchst umfangreichen Mitteldarm (*md*). Die Zellen des letzteren haben zum Theil durch Aufnahme der von aussen her durch den Mund in das Darmlumen eingeführten Eiweissmasse ein aufgetriebenes Ansehen gewonnen (Fig. 618—620), zum Theil aber, und zwar an der

hinteren ventral gelegenen Parthie bleiben die Zellen kleiner, ja in Folge regerer Theilung werden sie hier sogar besonders klein. Sie bilden ein nach hinten gerichtetes Divertikel des Entoderms (Fig. 618) und repräsentiren die Anlage der bei Weitem grössten Parthie des Mitteldarmes. Die eiweisshaltigen Zellen, welche sich noch fort und fort vergrössern, gehen später in die Bildung der Leber über. Zunächst erscheint die Darmhöhle theilweise von jenen grossen, zum andern Theil von dem kleinzelligen Epithel begrenzt. Das hintere Divertikel des Mitteldarmes legt sich hinter dem Fuss in der ventralen Mittellinie an das Ectoderm an. Diese Stelle wölbt sich zunächst etwas nach aussen vor (Afterhöcker). Später verschmilzt das Entodermdivertikel hier mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters.

Die Uebereinstimmung des früher besprochenen Entwicklungsstadiums mit der Trochophora wird noch durch das Vorhandensein einer paarigen Urniere verstärkt, welche bei den Süsswasserpulmonaten eine höchst charakteristische Bildungsweise und Gestaltung besitzt (Fig. 618—620 *un*). Schon früh macht sich jederseits unter der dorsalen Parthie des Velums eine auffällig grosse Zelle bemerkbar, die den Hauptbestandtheil der Urniere zu liefern hat. Man hat diese Zellen für Velarzellen angesprochen, welche in die Leibeshöhle getreten sind (Wolfson), indem man dabei wohl von dem Vacuolenreichthum der Velarzellen, sowie von dem Verhalten jener Prosobranchier ausging, bei denen Complexe von jedenfalls excretorischen Zellen mit dem Velum in anscheinend naher Verbindung stehen. Diese Auffassung trifft wohl kaum das Richtige, sondern in Uebereinstimmung mit der sonst gewöhnlichen Bildungsweise der Urnieren ist derjenigen Darstellung das grössere Gewicht beizulegen, welche jene grossen Zellen vom Mesoderm ableitet (Rabl). Sie liegen an der hinteren Parthie der jetzt schon in der Auflösung begriffenen Mesodermstreifen. In jeder dieser Zellen tritt ein anfangs vacuolenartiger Hohlraum auf, welcher sich mit der bald eintretenden Verlängerung der Zelle ebenfalls in die Länge streckt. Letztere erfährt eine Knickung, und wie erwähnt stellt sie den Hauptbestandtheil der Urniere dar, deren Kanal somit intracellulär entsteht (Ganin No. 35, Rabl No. 91, Wolfson No. 131). Mit der grossen Urnierenzelle verbinden sich noch einige der zunächst gelegenen Mesodermzellen, und der Kanal gewinnt durch Verbindung mit dem Ectoderm eine Oeffnung nach aussen. Diese Oeffnungen liegen zu beiden Seiten hinter dem Velum. Bezüglich der freien inneren Endigung der Urnieren geht die Auffassung der Autoren mehr dahin, dass dieselbe eine gegen die primäre Leibeshöhle offene, wimpernde ist. Bei den Landpulmonaten ist dies mit grosser Sicherheit für Helix von P. und F. Sarasin angegeben worden (No. 102) und auch Jourdain, sowie de Meuron (No. 50 und 75) kamen zu diesem Resultat.

Die Urnieren der Landpulmonaten, welche bereits von O. Schmidt und Gegenbaur erkannt wurden, zeigen eine etwas andere Beschaffenheit, als diejenigen der wasserlebenden Formen. Zwar erscheinen sie auch als heberförmig gekrümmte Schläuche, die vor dem Mantelrand mit erweiterter Oeffnung nach aussen münden, aber sie setzen sich aus einer grösseren Anzahl epithelartig angeordneter Zellen zusammen, von denen sich keine durch besondere Grösse auszeichnet (Jourdain, Meuron, Sarasin).

Bei Helix lässt de Meuron die Urniere grösstentheils vom Ectoderm aus entstehen, meint aber, dass die innerste Parthie von den grossen Mesoderm-

zellen herkommen könne. Da diese aber bei den Wasserschnecken gerade den Hauptantheil liefern, so scheint auch dadurch die Herkunft der Urniere vom Mesoderm als das Wahrscheinlichere. Dass sich, wie bei den Urnieren der Prosobranchier, eine Ectodermeinstülpung an der Bildung der peripheren Parthie betheiligen kann und diese letztere bei den Landschnecken eine besonders grosse Ausdehnung gewinnt, ist deshalb noch nicht ausgeschlossen.

Zur Zeit, wenn die Urniere ihrer vollständigen Ausbildung entgegengeht, erfährt auch die äussere Gestalt des Embryos weitere Veränderungen. Die Schalendrüse beginnt ihre taschenförmige Gestalt wieder aufzugeben und sich allmählich auszugleichen. Noch erscheint das dem Schalenfeld zugehörige, ectodermale Epithel aus hohen Zellen gebildet. Ihm liegt die jetzt kappenförmig gewordene Schale auf. Der Schalenrand steckt wie in einem Falz, da sich hier eine Vorwulstung des Ectoderms bildet, der Mantelrand. Der ganze Embryo hat sich etwas verlängert; sein Fuss tritt deutlicher hervor (Fig. 619).

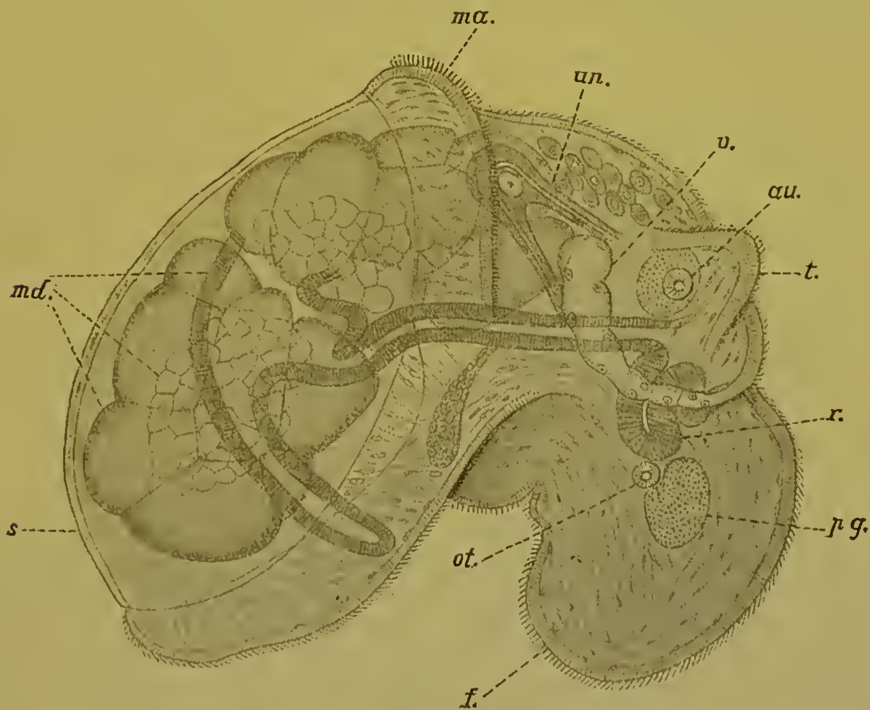


Fig. 619. Aelterer Planorbis-Embryo, von der Seite gesehen (nach Rabl). *au* Auge, *f* Fuss, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *ot* Otolithenblase, *pg* Pedalganglion, *r* Radulatasche, *s* Sehale, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum.

Bei Limnaeus soll der Fuss aus der unpaaren Vorwölbung, welche er zuerst darstellt, in eine zweilappige Form übergehen (Ray Lankester). Es scheint, dass eine solche zweitheilige Bildung des Fusses bei den Gastropoden öfter vorkommt. Wir lernten Aehnliches bereits von Succinea, Patella und Vermetus kennen (pag. 1013). Fol beobachtete die später auftretende Zweitheiligkeit des Fusses ebenfalls bei Limnaeus, sowie auch bei Planorbis und Ancylus, bei welchen letzteren beiden Formen diese Erscheinung weniger deutlich hervortritt. Ray Lankester vergleicht dieselbe der bei den Pteropoden stattfindenden Umbildung des Fusses zu einer paarigen Flosse.

Wie durch die Ausbuchtung des Körpers zum Fuss an der Ventralseite eine beträchtliche Höhlung entsteht, so findet eine solche auch am präoralen Theil durch Ausweitung der vom Velum umgrenzten Parthie statt. Einen ganz entsprechenden Vorgang lernten wir bereits bei den Prosobranchiern (pag. 1026) kennen. Man bezeichnet den vorderen, aufgetriebenen Theil des Embryos als Kopfblase und den weiten Hohlraum als Kopfhöhle. Besondere Aufmerksamkeit ist besonders deshalb auf diese Parthie gelenkt worden, weil sie pulsirende Bewegungen ausführen kann, eine Eigenschaft, welche übrigens auch der Nackengegend und dem Fusse der Embryonen zukommt.

Es ist schon verschiedentlich davon die Rede gewesen, dass einzelne Bezirke der Körperdecke, und zwar solche, an welche sich viele Mesodermzellen ansetzen, Contractionen ausführen, die zuweilen ziemlich regelmässig aufeinander folgen und dann zu der Bezeichnung jener Bildungen als „Larvenherzen“ geführt haben. Jedenfalls wird durch diese Contractionen eine Circulation der Leibesflüssigkeit veranlasst; ob sie freilich als ein wirkliches Pulsiren zu bezeichnen sind, scheint zweifelhaft. Zuweilen sind es ziemlich unregelmässige Bewegungen, welche auf diese Weise zu Stande kommen, und Rabl fand, dass gelegentliche Contractionen einzelner Körpertheile stattfinden, die dann Erweiterungen anderer Parthien zur Folge haben; von regelmässigen rhythmischen Bewegungen könne man aber nicht sprechen. In Folge der Contractionen bewegt sich der Embryo. Dass die Schneckenembryonen in der Eihülle vermöge ihrer reichen Bewimperung lebhaft rotiren, ist eine bekannte Erscheinung.

Wie der Embryo sich (durch Aufnahme des Eiweisses) selbständig ernährt, eine eigene Circulation und besondere Excretionsorgane besitzt, so mag ihm das Velum als Respirationsapparat dienen, eine Function, die es wohl auch bei den freischwärmenden Larven neben derjenigen der Locomotion besitzt. Bei den Embryonen der Landpulmonaten kommt zu diesem Behuf noch ein besonderes Organ zur Ausbildung, die Schwanzblase (Podocyste), von welcher weiter unten noch die Rede sein wird.

Die sehr umfangreiche Scheitelplatte der Embryonen hat sich bedeutend verdickt und ist zweilappig geworden. Nach Rabl's Darstellung sollte aus ihr das Cerebralganglion hervorgehen, dessen Bildung bei anderen Pulmonaten aber in einer hiervon abweichenden Weise geschildert wird (pag. 1061). Am Hinterende der „Scheitelplatte“ entstehen als Ectodermgruben die Augen. Zwei umfangreiche, bald zapfenförmig erscheinende Erhebungen der Oberfläche, seitlich von den Augenbläschen, stellen die Anlage der Fühler dar. Beide Gebilde gehören dem präoralen Abschnitt an, während die Otolithenblasen hinter dem Velum auftreten (Fig. 619, 620 *au*, *t*, *ot*).

Bisher war der Embryo noch ziemlich symmetrisch gestaltet. Diese Symmetrie wird hauptsächlich durch die weitere Ausbildung der Schale gestört, welche nach der rechten Seite stärker als nach der linken wächst (Fig. 620). Davon wird natürlich auch der Mantelrand beeinflusst, der sich jetzt übrigens stärker aufgewulstet hat. Der After wird aus seiner medianen Lage mehr nach der rechten Seite gedrängt. Man sieht daraus schon, dass bei den Pulmonaten auch in der späteren Entwicklung ganz ähnliche Vorgänge statthaben, wie wir sie bei der Metamorphose der übrigen Gastropoden kennen lernten.

Bei der weiteren Ausbreitung des Mantels erfolgte dieselbe rascher an der rechten, als an der linken Seite. Vor dem After tritt eine Anfangs

seichte, bald aber tiefer werdende Einbuchtung auf, die Anlage der Athemhöhle. Sie breitet sich immer weiter aus, so dass After und Ausmündung der definitiven Niere in sie einbezogen werden. Nach aussen behält sie nur eine sich mehr verengernde Oeffnung, nämlich das an der rechten Seite des Körpers ziemlich weit vorn gelegene Athemloch.

Man hat die Bildung der Athemhöhle auch so aufgefasst, dass der Mantelrand mit dem Körper verwächst, bis auf eine kleine Oeffnung, welche als Athemloch in die sich stark vertiefende Athemhöhle führt. Damit dokumentirt sich die Athemhöhle als umgewandelte Mantel- bezw. Kiemenhöhle. Für die Basommatophoren kann dies in keiner Weise zweifelhaft sein, insofern bei einigen von ihnen noch eine Kieme darin gefunden wird (bei Amphibola z. B.). Dagegen hat man die Athemhöhle der Stylommatophoren für eine damit nicht homologe Bildung erklärt und sie für den ausgeweiteten, zum Respirationsorgan umgewandelten Ureter gehalten. So unterschied v. Jhering die Landpulmonaten als Nephropneusten von den Wasserpulmonaten, welche er als Branchiopneusten bezeichnete (No. 45 und 46). Unseres Erachtens liegt in der Bildungsweise der Athemhöhle bei den Landpulmonaten kein Grund vor, welcher eine so differente Auffassung der-

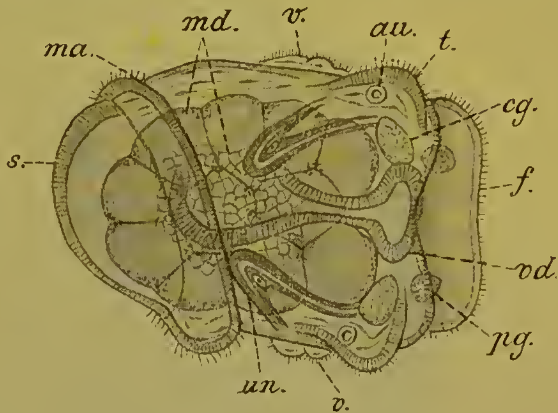


Fig. 620. Aelterer Planorbis-Embryo, vom Rücken gesehen (nach Rahl).

au Auge, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *pg* Pedalganglion, *s* Schale, *t* Tentakel, *un* Urniere, *v* Velum, *vd* Vorderdarm.

selben rechtfertigte. Scheinbar in Form einer Ectodermeinsenkung, wie sie hier entsteht, kann die Mantelhöhle auch bei den Prosobranchiern zuerst auftreten. Die schon an und für sich sehr wahrscheinliche Homologie der Athemhöhle bei den Land- und Wasserpulmonaten wird ausserdem dadurch gestützt, dass bei einigen der ersteren (den Testacellen nach Plate No. 89) in ihr ein Sinnesorgan vorhanden ist, welches dem bei anderen Gastropoden in der Mantelhöhle neben der Kieme liegenden Spengel'schen Geruchsorgan entspricht.

Gegen das Ende derjenigen Periode des Embryonallebens, in welcher man den Embryo mit der Larve anderer Gastropoden vergleichen kann, erfahren die Sinus in Kopf und Fuss, welche zu der oben besprochenen embryonalen Circulation Veranlassung gaben, eine allmähliche Rückbildung. Desgleichen schwindet die Urniere, und dafür tritt die bleibende Niere in Function.

Die definitive Gestalt der Schnecke wird durch das Wachsthum der einzelnen jetzt schon angelegten Theile erreicht. Die Athemhöhle, sowie der Mantelrand dehnen sich mehr nach der linken Seite aus, und dasselbe thut die Schale. Der Kopf tritt deutlicher hervor, indem er sich vom Fuss abhebt. Dieser selbst hat bedeutend an Umfang zugenommen und sich seiner definitiven Gestalt mehr genähert. Das

Velum ist geschwunden, wobei sein Rest, nach Ray Lankester's Angabe, in die Lippentaster übergehen soll (pag. 1013), was nach der Lage des Velums (Fig. 619) ganz einleuchtend erscheint, aber von Fol als unwahrscheinlich hingestellt und von Wolfson direct in Abrede gestellt wird.

Noch ist die Schale napfförmig, aber bereits asymmetrisch gestaltet. Durch weiteres, ungleichmässiges Wachsthum nach einer Seite hin erfährt sie sowohl, wie der Eingeweidesack, die spiralige Drehung.

Bei unserer bisherigen Darstellung haben wir vor Allem die Entwicklung der Lungenschnecken des süssen Wassers, und zwar besonders einiger recht eingehend untersuchten Formen, wie z. B. die von Limnaeus und Planorbis, berücksichtigt. Darüber besitzen wir ausführliche Darstellungen von Ray Lankester (No. 63), Rabl (No. 91), Fol (No. 33), Wolfson (No. 131)[1]), auf welche bezüglich der Einzelheiten noch besonders hingewiesen wird. Fol hat auch verschiedene andere Süsswasser-



Fig. 621. Embryo von Helix pomatia vom 7. Tage, in seitlicher Ansicht (nach Fol).
a After, *f* Fuss, *kbl* Kopfblase, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *un* Urniere.

schnecken, sowie auch die Landpulmonaten in den Kreis seiner ausgedehnten Untersuchungen gezogen. Die letzteren Formen, welche schon früher von Gegenbaur (No. 36) studiert wurden, weichen in einzelnen Punkten ihrer Entwicklung von den Wasserpulmonaten ab, und verlangen daher in dieser Hinsicht noch eine gesonderte Behandlung.

---

[1]) Bezüglich der übrigen recht umfangreichen Litteratur der Pulmonaten-Entwicklung sei auf das Litteraturverzeichniss und den Text verwiesen.

Die Entwicklung der Landpulmonaten ist durch die Ausbildung höchst umfangreicher, provisorischer Organe, nämlich einer Kopf- und Fussblase charakterisirt. Diese Larvenorgane treten schon früh auf. In einem Stadium, welches etwa der Trochophora entsprechen würde, zeichnen sich die Embryonen (von Limax, Arion, Helix, Clausilia) durch den Besitz einer mächtigen Auftreibung des präoralen Theiles aus. Diese Kopfblase ist in dem betreffenden Stadium so umfangreich, dass die übrigen Theile des Embryos fast ganz dagegen zurücktreten. Dieselben hängen der fast kugelrunden, mächtigen Kopfblase wie ein Nucleus an. Auch in einem etwas späteren Stadium (Fig. 621) ist die Kopfblase (*kbl*) noch sehr umfangreich, aber hier wölbt sich der Fuss bereits vor und beginnt sich ebenfalls blasenförmig aufzutreiben. Man sieht, dass von der Gestalt der Trochophora hier nicht mehr viel übrig geblieben ist. Uebrigens besteht auf einem etwas früheren, als dem in Fig. 621 abgebildeten Stadium noch ein Ueberrest des Velums. Dasselbe wird durch zwei

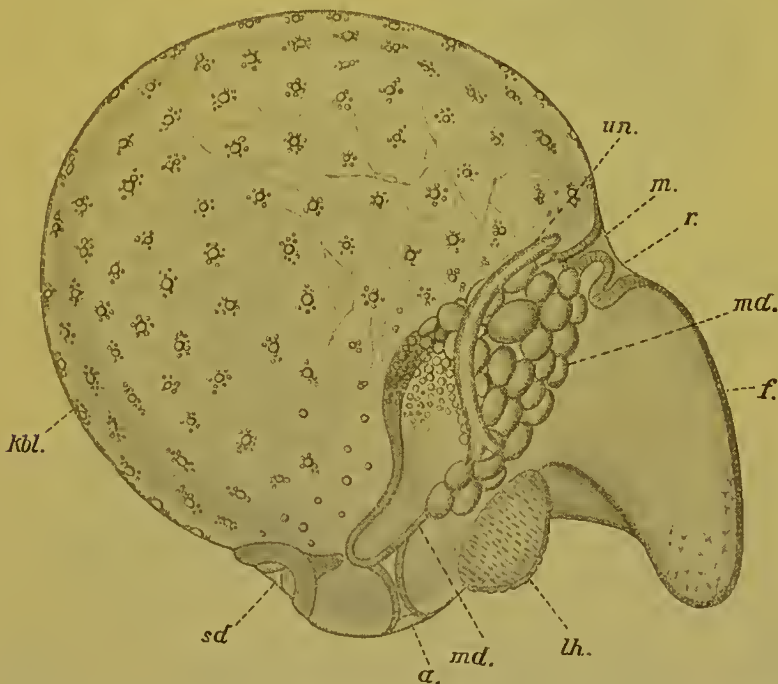


Fig. 622. Embryo von Helix pomatia, vom 10. Tage in seitlicher Ansicht (nach Fol).
a After, *f* Fuss, *kbl* Kopfblase, *lh* Larvenherz, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *un* Urniere.

quere Wimperleisten repräsentirt, welche zu beiden Seiten des Mundes liegen und gegen die Schalendrüse zu verlaufen. Sie reichen nicht bis an den Mund heran und schwinden schon bald wieder. Bei Arion und Limax ist ein Velum nicht mehr aufzufinden (Fol). Wie die Embryonen der Wasserpulmonaten, vermögen auch die der Landpulmonaten im Ei zu rotiren, da sie mit Wimpern bedeckt sind.

Die Lage der einzelnen Organe des Embryos wird am besten durch eine Betrachtung der Fig. 621 klar. An den Oesophagus schliesst sich der im vorderen Abschnitt aus grossen, eiweisshaltigen Zellen bestehende und hinten aus kleineren Entodermzellen zusammengesetzte Mitteldarm an. Der After liegt hinter der Fussauftreibung, und dahinter, die Dorsal-

seite markirend, bemerkt man die Schalendrüse. Eine neben dem Munde gelegene Grube stellt die Anlage der Radulatasche dar, welche nach Fol an dem noch nicht völlig eingesenkten Vorderdarm, also zunächst neben der Mundöffnung entsteht, aber bald in den Vorderdarm einbezogen wird. Neben dem Mitteldarm bemerkt man den noch nicht geknickten Urnierenschlauch, der nach Fol an der hinteren Basis des Fusses nach aussen mündet. Ungefähr in dieser Gegend, jedoch etwas hinter dem Fuss, liegt ein von Fol als Larvenherz bezeichnetes Gebilde.

Das sog. Larvenherz (Fig. 622 *lh*) besteht aus einer Vorbuchtung des Ectoderms, mit welcher sich zahlreiche Mesodermzellen verbinden. Diese besonders differenzirte Parthie der Körperdecke, welche bei der späteren Bildung der Mantelhöhle in diese einbezogen und somit mehr nach der rechten

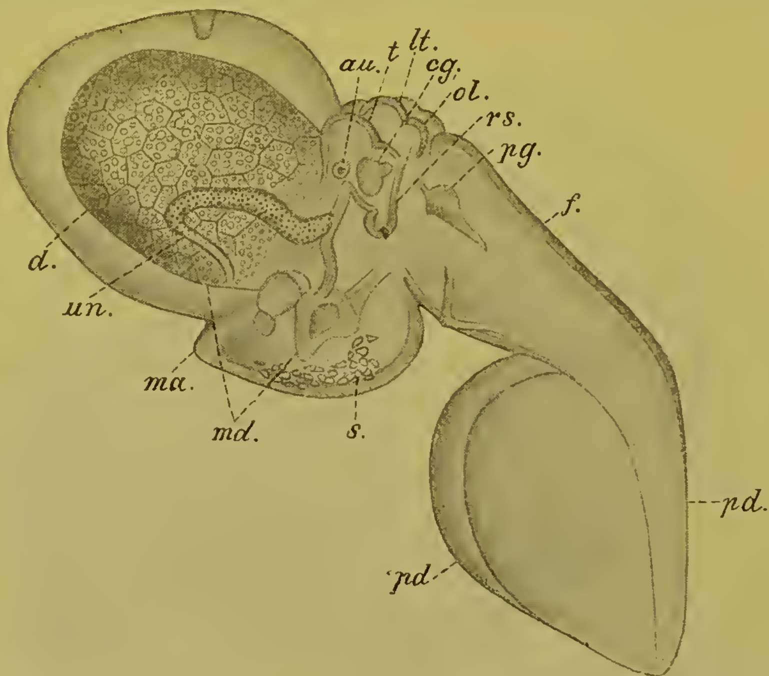


Fig. 623. Aelterer Embryo von Limax maximus, in seitlicher Ansicht (nach Fol).
au Auge, *cg* Cerebralganglion, *d* Dottermaterial, *f* Fuss, *lt* Lippentaster, *ma* Mantelfalte, *md* Mitteldarm, *ol* Oberlippe, *pd* Podocyste, *pg* Pedalganglion, *rs* Radulasack, *s* Schale, *t* Tentakel, *un* Urniere.

Seite verlagert wird, führt regelmässig pulsirende Bewegungen aus und wird von Fol als eine die embryonale Circulation befördernde Einrichtung aufgefasst. Es gehört also in die Kategorie der sog. Larvenherzen, von denen bereits früher die Rede war (pag. 1028).

Während die Kopfblase in den späteren Stadien an Umfang abnimmt, wächst der Fuss bedeutend in die Länge. Zunächst ist er cylinderförmig, doch dehnt er sich bald mehr und mehr aus und stellt jetzt ein kolbiges Gebilde von mächtigem Umfang dar (Fig. 623). Als Schwanzblase, oder neuerdings als Podocyste (Jourdain, Sarasin) hat man diese umfangreiche Blase bezeichnet. Da reichlich Mesodermzellen in ihr vorhanden sind, die sich der Wand anlegen, vermag sie sich zu contrahiren und führt abwechselnd mit der Kopfblase rhythmische Bewegungen aus.

Offenbar hat man es in diesen blasigen Auftreibungen des Körpers wieder mit Circulations-, bezw. Respirationsvorrichtungen zu thun, und es mag sein, dass sie auch der Ernährung dienen, indem sich hier diosmotische Vorgänge abspielen.

Ganz besonders umfangreich wird die Podocyste bei den Embryonen verschiedener Helix-Arten (GEGENBAUR, v. IHERING, FOL, SARASIN). Hier verbreitert sie sich nach beiden Seiten hin und nimmt dadurch die Form einer breiten Platte an, welche gegen Ende der „Larvenperiode" beinahe den ganzen Innenraum der Eischale austapezirt. Von einer ceylonesischen Helix (H. WALTONI, Fig. 624) beschreiben P. u. F. SARASIN, wie die Podocyste die bereits mehrfach gewundene Schale des hier sehr grossen Embryos wie eine Kappe überzieht. Auch bei dieser Form, bei welcher die Fussblase eine ganz besonders starke Ausdehnung erreicht, wurden pulsirende Bewegungen derselben wahrgenommen. Wenn sie ihre grösste Ausdehnung erreicht hat, verläuft im Innern des Fusses von ihr aus je ein weiter Längscanal an der Ventralseite nach dem Gehirn und am Fussrücken nach den von einem Blutsinus umgebenen Eingeweiden hin. Es besteht somit neben der definitiven noch eine provisorische Circulation.

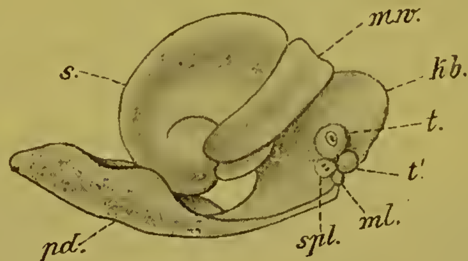


Fig. 624. Embryo von Helix Waltoni, von der Seite gesehen (nach P. und F. SARASIN).

kb Kopfblase, *ml* Mundlappen, *mw* Mantelwulst, *pd* Podocyste, *s* Schale, *spl* Sinnesplatte, *t* oberer, *t'* unterer Tentakel.

Gegen Ende des Eilebens verliert die Fussblase an Umfang. Man sieht sie zunächst noch als ein gefaltetes Organ dem Fusse anhängen, bis auch dieser Rest schwindet, indem er resorbirt wird. Der Fuss nimmt dabei seine definitive Form an. Eine Einstülpung, welche erst spät an ihm in der Nähe des Mundes auftritt und sich schlauchartig nach hinten verlängert, ist die Anlage der Fussdrüse (FOL).

Abgesehen von der Ausbildung der hier besonders umfangreichen Embryonalorgane, verläuft die weitere Entwicklung des Embryos in ähnlicher Weise, wie wir sie von anderen Gastropoden und speciell Pulmonaten kennen gelernt haben. Dies gilt auch für die Schale, insofern dieselbe nicht eine rudimentäre und innere ist, wie bei vielen Landschnecken. Im letzteren Fall, wie bei Limax und Arion, schnürt sich die Schalendrüse aus der Verbindung mit dem Ectoderm ab, wie schon früher erwähnt wurde. Die Schale bleibt eine innere, unter dem Mantel verborgene und ist rudimentär. Bei Arion besteht sie nur noch aus einzelnen Kalkkörnern.

Auffällig ist, dass bei Clausilia nach GEGENBAUR's Beobachtung die Schale zuerst ebenfalls im Innern liegt, umschlossen von dem Epithel der Schalendrüse. Erst dadurch, dass dieses letztere, sowie das darüber liegende Mantelgewebe schwindet, soll die bis jetzt innere Schale zu einer äusseren werden, die sich nunmehr erst weiter ausbildet und die gewundene Form erhält. Unseres Wissens ist diese nicht recht erklärliche Beobachtung GEGEN-

BAUR's später nicht kontrollirt worden. Man ist geneigt, die geschilderte Erscheinung so zu erklären, dass über der im Innern der Schalendrüse gelegenen Schale eine kleine Oeffnung erhalten bleibt und es sodann zu einem allerdings sehr verspäteten Ausgleichen der Schalendrüse kommt.

6. Die Bildung der Organe.

A. Die Schale.

Die Bildung der Schale musste schon bei der Ausgestaltung der äusseren Körperform mehrfach berücksichtigt werden, so dass hier nur wenig hinzuzufügen ist. Sie entsteht von der Schalendrüse aus. Wenn sich diese ausgeglichen hat, erscheint die Schale kappenförmig. Zunächst liegen die Verhältnisse also ganz ähnlich, wie bei den Lamellibranchiaten. Auch hier entsteht zuerst ein Schalenhäutchen, unter welchem später die Ablagerung der Kalksubstanz erfolgt. Die weiteren Vorgänge der Schalenbildung sind wohl im Ganzen ähnlicher Natur wie bei den Muscheln, bei welchen wir näher auf dieselben eingingen (vgl. pag. 955). Von dem ungleichmässigen Auswachsen der Schale, welches zur Windung derselben führt, wurde ebenfalls bereits gesprochen (pag. 1024), desgleichen von besonderen Gestaltungsformen der Schale, wie sie z. B. den Pteropoden zukommen, sowie von dem gänzlichen, oder theilweisen Verlust der Schale bei den Heteropoden, Opisthobranchiern, Pteropoden und Pulmonaten.

Auffallender Weise zeichnen sich einige besonders niederstehende Gastropoden, wie Haliotis und mehr noch Patella und Fissurella, durch ein Zurücktreten der Windungen aus. Die Schale wird flach napfförmig. In der Jugend aber war die Schale, wie die anderer Gastropoden, deutlich gewunden. Besonders anschaulich tritt dies bei Fissurella hervor, wie aus den Figuren 625 *A—C* zu erkennen ist. Anfangs ist die Schale ganzrandig, später aber tritt am Rande ein Spalt auf, welcher über dem diesen Formen zukommenden Mantelschlitz gelegen ist (Fig. 625 *A*). Der Schalenschlitz beansprucht deshalb ein besonderes Interesse, weil er bereits den ältesten fossilen Gastropoden, nämlich den schon im unteren Silur vorhandenen Pleurotomarien zukommt[1]). Die Entwicklung von Fissurella weist darauf hin, dass diesen geschlitzten Formen ganzrandige vorausgegangen sind. Bei vielen Formen bleibt der Schlitz als solcher erhalten (Scissurella, Emarginula und fossile, sowie recente Pleurotomarien), bei anderen wird der Schlitz während des Weiterwachsens der Schale theilweise überbrückt, so dass, wie bei Haliotis, eine Reihe hintereinander liegende Oeffnungen in der Schale entsteht, oder er wird grossentheils von einer, sich durch besondere Structur auszeichnenden Schalensubstanz verschlossen, welche nunmehr als „Schlitzband" über die Windungen hinläuft. Bei Fissurella wächst die Schale ganzrandig weiter (Fig. 625 *B*). Durch Reduction des gewundenen Theils der Schale und ziemlich gleichmässiges Auswachsen derselben kommt der Schalenschlitz schliesslich in die Mitte zu liegen (Fig. 625 *C*). Die Schale von Fissurella ist jetzt aus der gewundenen in eine flach napfförmige Form übergegangen, was jedenfalls, wie bei den mit ähnlichen einfachen Schalen versehenen Schnecken, von der Lebens-

---

[1]) Eine Darstellung von der Entwicklung der Gastropoden in den verschiedenen Erdperioden wurde durch KOKEN (No. 56) gegeben.

weise derselben herkommt und, wie man aus der Entwicklung sieht, als eine Reductionserscheinung aufzufassen ist. Die Symmetrie der ausgebildeten Schale ist somit secundärer Natur.

B. Das Nervensystem.

Die gewöhnlichste Form der Entstehung des Nervensystems ist die durch Delamination (Fig. 628 *cg*, *pl*, *p*, pag. 1064), doch kann nach den neueren Untersuchungen nicht daran gezweifelt werden, dass in gewissen Fällen das Cerebalganglion, oder doch ein Theil desselben, durch eine Einstülpung des Ectoderms gebildet wird. Soweit bisher bekannt, gilt dies nur für das Cerebralganglion; alle anderen Ganglien entstehen als Verdickungen des Ectoderms, die sich später von letzterem abspalten.

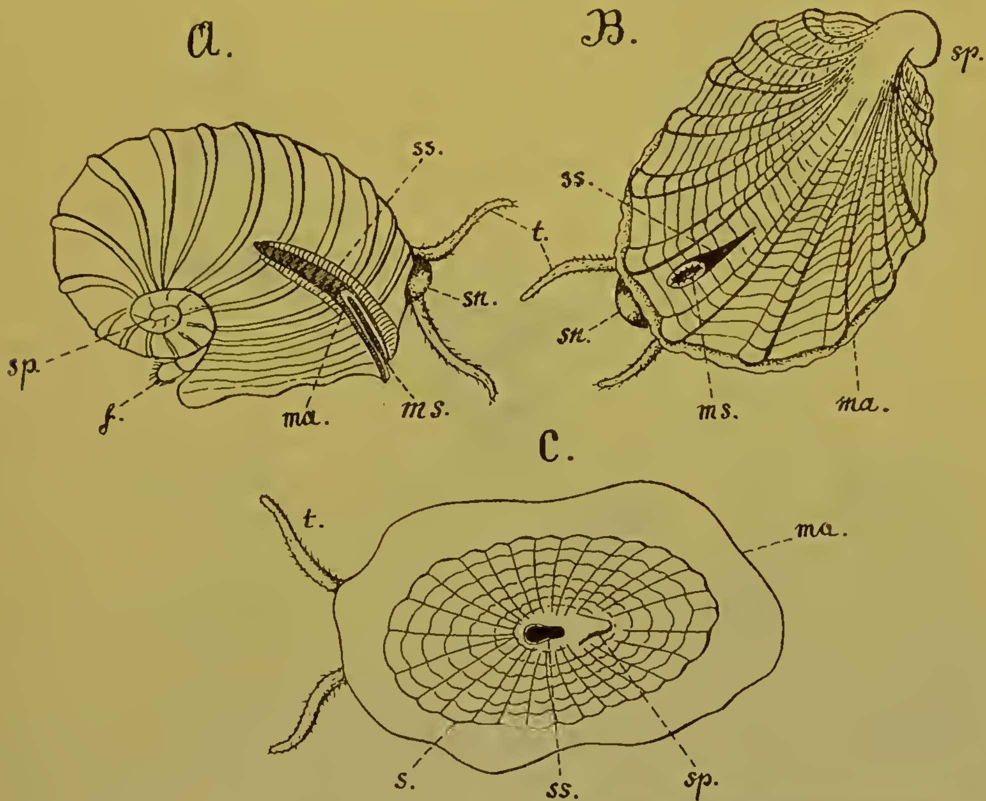


Fig. 625. *A—C* junge Fissurellen in verschiedenen Entwicklungszuständen (nach Boutan).

C steht dem ausgebildeten Thier schon sehr nahe.

f Theil des Fusses, *ma* Mantel, *ms* Mantelschlitz, *s* Schale, *sn* Schnauze des Thieres, *sp* Schalenspitze, *ss* Schalenspalt, *t* Tentakel.

Zum besseren Verständniss der Entwicklungsvorgänge dürfte eine Orientirung über den Bau des ausgebildeten Nervensystems schon deshalb erwünscht sein, weil über die Bezeichnung der einzelnen Theile ziemliche Verwirrung herrscht und nicht nur ein und dasselbe Ganglion eine Anzahl verschiedener Namen trägt, sondern auch verschiedene Ganglien mit gleichlautendem Namen belegt werden. Wir stellen daher einige Hauptformen des Nervensystems nebeneinander (Fig. 626 *A—C*).

Das Nervensystem der Gastropoden besteht zunächst aus den beiden Cerebralganglien, welche durch die über dem Schlund verlaufende Cerebral-

commissur verbunden sind (*A—C*, *cg*). Unterhalb des Schlundes und dem Fuss zugerechnet liegen die Pedalganglien (*pcg*), welche unter sich durch eine Commissur verbunden werden und sich auch durch Commissuren mit den Cerebralganglien vereinigen. Dadurch ist eine dem Schlundring der Anneliden und Arthropoden entsprechende Bildung gegeben. Anders verhält es sich mit den weiteren Bestandtheilen des centralen Nervensystems. Von den Cerebralganglien verläuft nämlich jederseits ein sehr ansehnlicher Strang nach hinten, welcher zu zwei seitlichen Ganglien, den Pleuralganglien, anschwillt (*A—C*, *plg*). Dieselben verbinden sich mit den Pedalganglien. Von den Pleuralganglien aus verlaufen ebenfalls zwei seitliche Stränge nach hinten und endigen in zwei unterhalb des Darmkanals gelegenen, mit einander verbundenen Ganglien, den Abdominalganglien (Fig. 626 *B*, *abg*). In diese als Pleurovisceralcommissuren bezeichneten Seitenstränge ist jederseits

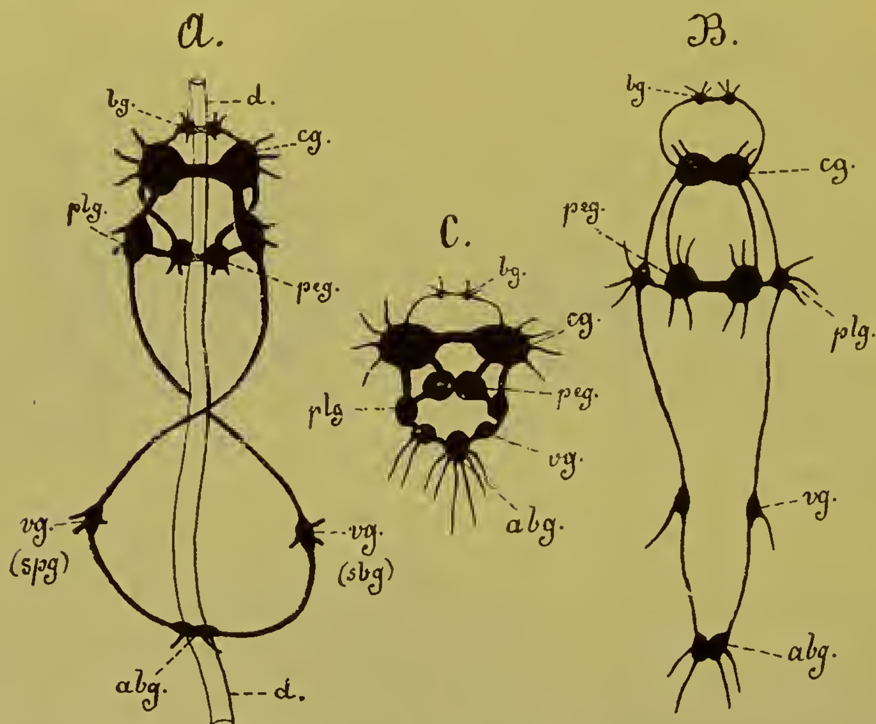


Fig. 626. *A—C* Schematische Darstellung des Nervensystems eines Prosobranchiers (*A*), Opisthobranchiers (*B*) und Pulmonaten (*C*).
abg Abdominalganglion, *bg* Buccalganglion, *cg* Cerebralganglion, *d* Darmcanal, der schematisch gerade gestreckt eingezeichnet wurde, *peg* Pedalganglion, *plg* Pleuralganglion, *sbg* und *spg* Sub- und Supraintestinalganglion, *vg* Visceralganglion.

ein Ganglion eingelagert. Diese beiden Ganglien kann man als Visceralganglien bezeichnen (*B* und *C*, *vg*). Bei den Prosobranchiern erleidet die Pleurovisceralcommissur durch die früher besprochene Drehung des Körpers (vgl. pag. 1022 und Fig. 600) eine Verlagerung, indem die rechtseitige Commissur über, die linksseitige unter den Darm zu liegen kommt (Fig. 626 *A*). Das ursprünglich rechte Visceralganglion ist dadurch nach links verlagert und wird zum Supraintestinalganglion (*spg*), während das ursprüngliche linke Visceralganglion nun rechts gefunden und als Subintestinalganglion (*sbg*) bezeichnet wird. Die Abdominalganglien (*abg*) kommen infolge der Drehung dorsal vom Darm zu liegen. Es ist also die für die Prosobranchier charakteristische Kreuzung der Pleurovisceralcommissuren (die Chiastoneurie) eingetreten.

Bei den Pulmonaten erleiden die einzelnen Commissuren zumeist eine bedeutende Verkürzung und das ganze Nervensystem erscheint stark zusammengedrängt (Fig. 626 C).

Das Cerebralganglion möchte man ohne Weiteres auf die Scheitelplatte der Trochophora zurückführen, wenn nicht ziemlich übereinstimmend angegeben würde, dass es in Form zweier von einander getrennten Ectodermverdickungen entsteht (Fig. 628 *cg*), die sich erst später zur Bildung der Commissur vereinigen. Zwar ist seine Bildung auch so beschrieben worden (bei Bythinia von P. Sarasin No. 101), dass die beiden Ectodermwülste anfangs durch eine mediane Wucherung des Ectoderms in Verbindung stehen, und somit eine (wenigstens ihrem Ursprung nach) gemeinsame Anlage darstellen, doch wird diese an und für sich sehr wahrscheinliche Bildungsweise nicht nur für die nämliche Form (Bythinia), sondern auch für die verwandte Paludina direct in Abrede gestellt (v. Erlanger No. 27 und 28). Die beiden Verdickungen gehören dem Velarfeld an und liegen an dessen Seitenparthien vor dem Munde. Auch wenn die Bildung des Cerebralganglions mit Hilfe einer Einstülpung erfolgt, ist die Anlage eine paarige. Bei den Pulmonaten, von denen diese Art der Gehirnbildung am besten bekannt ist, entstehen zuerst die beiden Ectodermverdickungen, welche auch hier die Hauptmasse des Cerebralganglions liefern, in der gewöhnlichen Weise. Dann, wenn sie schon zum Theil vom Ectoderm losgelöst sind, tritt am unteren Rande des oberen Fühlers eine Einsenkung des Ectoderms auf, welche tiefer und tiefer wird, sich also zu einem schlauchförmigen Gebilde formt (Sarasin's Cerebraltuben). Nach P. und F. Sarasin's Beobachtungen von Helix Waltoni sind bei dieser Form jederseits zwei solcher Cerebraltuben vorhanden (Fig. 627 *A*, *ct*), während bei Limax nur eine an jeder Seite gefunden wurde (Henchman No. 42, F. Schmidt No. 110). Die Cerebraltuben legen sich mit dem blinden Ende an die schon weiter differenzirten Anlagen der Cerebralganglien (Fig. 627 *A*, *ct*, *cg*), und verschmelzen mit ihnen zur Bildung der, als Lobus accessorius bekannten Gehirnparthie (Fig. 627 *B*, *ct*). Sie schnüren sich dann von dem oberflächlichen Epithel ab. Noch ist ihr Lumen als Spaltraum zu erkennen (Fig. 627 *B*), doch schwindet dieser bald gänzlich, womit der Hauptsache nach die Bildung des Gehirns beendigt ist. Eine Differenzirung der Hauptparthie in Ganglien- und Fasermasse war schon vorher aufgetreten.

Durch die Sarasin'sche Beobachtung der Cerebraltuben, welche im Ganzen durch F. Schmidt's und A. Henchman's Untersuchungen bestätigt wurden, konnten die Widersprüche beigelegt werden, welche sich insofern bei der Entstehung der Cerebralganglien geltend machten, als die einen Autoren dieselben durch Invagination, die andern sie bei den nämlichen oder verwandten Formen durch Delamination entstehen liessen. Beide Bildungsweisen bestehen in gleicher Weise zu Recht, und wenn der eine oder der andere Entstehungsmodus beobachtet wurde, so mochte es sich nur um verschiedene alte Stadien gehandelt haben. In dieser Hinsicht bedürfen diejenigen Formen, bei denen die Bildung des Gehirns ebenfalls in Form zweier Einsenkungen des Velarfeldes erfolgt, wie dies nach Fol's Angaben bei den Pteropoden der Fall sein soll, noch einer genaueren Untersuchung. Die beiden Einstülpungen dürften jedenfalls vorhanden sein, wie aus Fol's Darstellung zu entnehmen ist, aber es frägt sich, ob sie nur einen Theil oder das gesammte Cerebral-

ganglion liefern. Aus der bisherigen Darstellung ist eher das letztere zu entnehmen, und dies erscheint auch nicht unmöglich, wenn man sieht, dass auch bei einem Prosobranchier (Vermetus) das ganze Cerebralganglion aus zwei Einstülpungen seinen Ursprung nehmen soll (Salensky). Dieselben legen sich zunächst in Form zweier verdickter Platten auf dem Velarfeld an und diese senken sich erst in die Tiefe. Die beiden so entstandenen Röhren vereinigen sich zur Bildung des Gehirns und lösen sich vom oberflächlichen Ectoderm ab. In ganz ähnlicher Weise sahen wir die Bildung des Cerebralganglions bei Dentalium verlaufen (pag 983). Es wäre jedenfalls von Interesse, zu erfahren, wie sich dieses Verhalten mit dem von den Pulmo-

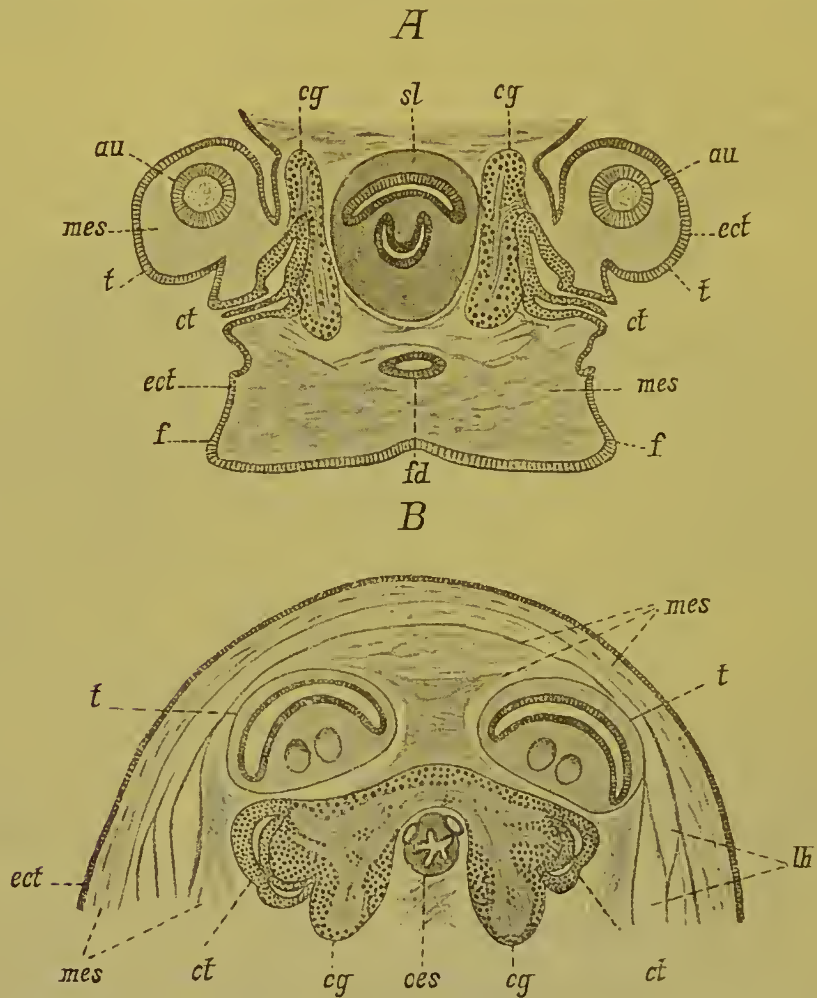


Fig. 627. *A* und *B* Querschnitte zweier verschieden alter Embryonen von Helix Waltoni in etwas schematisirter Darstellung (nach Präparaten von P. und F. Sarasin).

In *A* ist die dorsale, in *B* die ventrale Parthie des Schnittes weggelassen.

au Auge, *cg* Cerebralganglion, *ct* Cerebraltuben (in *B* bereits als Lobus accessorius des Gehirns zu erkennen), *ect* Ectoderm, *f* Fuss, *fd* Fussdrüse, *lh* Leibeshöhle, *mes* Mesodermgewebe, *oes* Oesophagus (darüber in *B* die Speicheldrüsengänge), *sl* Schlundmasse (in *A* mit dem Querschnitt des Oesophagus und der Zungentasche), *t* Tentakel.

naten geschilderten vereinigen lässt. Die gewöhnlichere Form scheint jedenfalls die durch Delamination zu sein, welche bei verschiedenen Prosobranchiern (von Sarasin, Wolfson, Haddon, Mc Murrich, v. Erlanger

u. a.), bei Heteropoden (von Fol) und vielleicht auch bei Opisthobranchiern (von Ray Lankester) beobachtet wurde.

Die Pedalganglien entstehen seitlich oder mehr an der unteren Fläche des Fusses, in der Nähe der Otolithenblasen, deren Lage schon in der vorhergehenden Darstellung zu verschiedenen Malen angegeben wurde (Fig. 628 *B, p*). Sie sollen ebensowenig unter sich, wie mit den Cerebral- und den übrigen Ganglien in Verbindung stehen. Die **Commissuren und Connective**[1]) sind secundäre Bildungen, d. h. sie entstehen erst nach Loslösung der Ganglien vom Ectoderm durch Auswachsen der letzteren, wie die Untersucher in recht übereinstimmender Weise angeben. Wo die Ganglien an und für sich nicht weit von einander entfernt liegen, wie bei den Pulmonaten, kann die Verbindung zwischen den einzelnen Ganglien leicht durch das fortschreitende Wachsthum derselben herbeigeführt werden, indem besonders die gegen einander gerichteten, vorgestreckten Parthien bald zur Berührung kommen.

Zwischen den beiden Pedalganglien tritt bei den Pulmonaten ausser der ursprünglichen noch eine zweite schwächere Commissur auf, die weiter nach hinten gelegen ist. Da diese zweite Commissur auch beim ausgebildeten Thier vorhanden ist, so lag die Vermuthung nahe, es möchte sich um zwei Ganglienpaare handeln, doch bietet die Entwicklung hierfür keinerlei Anhalt, indem sich jedes der beiden Ganglien als einheitliches Gebilde anlegt und erst secundär jene scheinbare Zweitheilung auftritt (F. Schmidt).

Bezüglich des Bildungsmodus der Commissuren und Connective soll gleich hier auch für die übrigen bemerkt werden, dass man dieselben, soweit man ihre Entstehung überhaupt verfolgte, durch Auswachsen peripherer Parthien der Ganglien entstehen liess und diesen Modus auch für den Ursprung der peripheren Nerven annimmt (Salensky, Henchman, v. Erlanger, F. Schmidt u. a.). Zwar hatte, wie schon oben bemerkt wurde, P. Sarasin für die beiden Hälften des Cerebralganglions eine gemeinsame Loslösung vom Ectoderm angegeben, und Rabl nahm, wie wir (pag. 1052) sahen, die Entstehung der Cerebralganglien von einer einheitlichen Anlage, der Scheitelplatte an. Es liegt dann jedenfalls nahe, dass aus der mittleren Parthie der gemeinsamen Ectodermverdickung die Cerebral-Commissur hervorgehen möchte. Eine derartige Entstehung der Commissuren und Connective hat überhaupt viel Wahrscheinlichkeit für sich, doch wird sie durch die vorliegenden Beobachtungen nicht gestützt, um so weniger als gerade auch für die von Sarasin untersuchte Bythinia eine gemeinsame Entstehung der beiden Cerebralverdickungen in Abrede gestellt wird (v. Erlanger Nr. 28).

Die Buccalganglien entstehen, wie zuerst P. Sarasin zeigte und die nachfolgenden Untersucher bestätigten, als Zellenwucherungen des Stomodäums. Die Wand desselben verdickt sich, und während die nach innen gelegenen Zellen die cylindrische Gestalt beibehalten, tritt nach aussen zu eine Menge kleinerer Zellen auf (Fig. 628 *B, bg*). Diese differenziren sich in zwei, neben dem Stomodäum und der Zungentasche gelegene Zellwülste, die Anlagen der Buccalganglien.

Die Bildung der Buccalganglien erinnert einigermaassen an diejenige des Ganglion frontale bei den Insecten, welche ebenfalls von dem Stomodäum ausgeht (vgl. pag. 825).

[1]) Mit Lacaze-Duthiers und Spengel (No. 122) bezeichnen wir die Verbindungsstränge der Ganglien ein und derselben Seite als Connective, die Querverbindungen der rechts und linksseitigen Ganglien als Commissuren.

Die Pleuralganglien werden bei Paludina und Bythinia in Form zweier seitlicher, hinter dem Velum und etwas ventral gelegener Ectodermverdickungen gebildet (Fig. 628 *A, pl*), und auch die beiden **Intestinalganglien** entstehen in seitlicher und ventraler Lagerung, jedoch weiter nach hinten, als die Pleuralganglien (v. Erlanger). Sie liegen in der Gegend des Mantelrandes und der Einschnürung, welche die Visceralmasse von der Kopf- und Fussparthie des Körpers trennt, seitlich und etwas ventral vom Darmkanal. Von Wichtigkeit ist, dass beide ganz symmetrisch angelegt werden, und dass ihre, für die Prosobranchier so charakteristische, asymmetrische Lagerung erst später eintritt. Sie ist eine Folge des ungleichmässigen Wachsthums der Körperregionen, vermöge deren das rechte Intestinalganglion sich dorsalwärts zu verschieben beginnt und später oberhalb des Vorderdarmes gefunden wird, während das linke unterhalb desselben liegt. Beide Ganglien sind dadurch zum Supra- und Subintestinalganglion geworden.

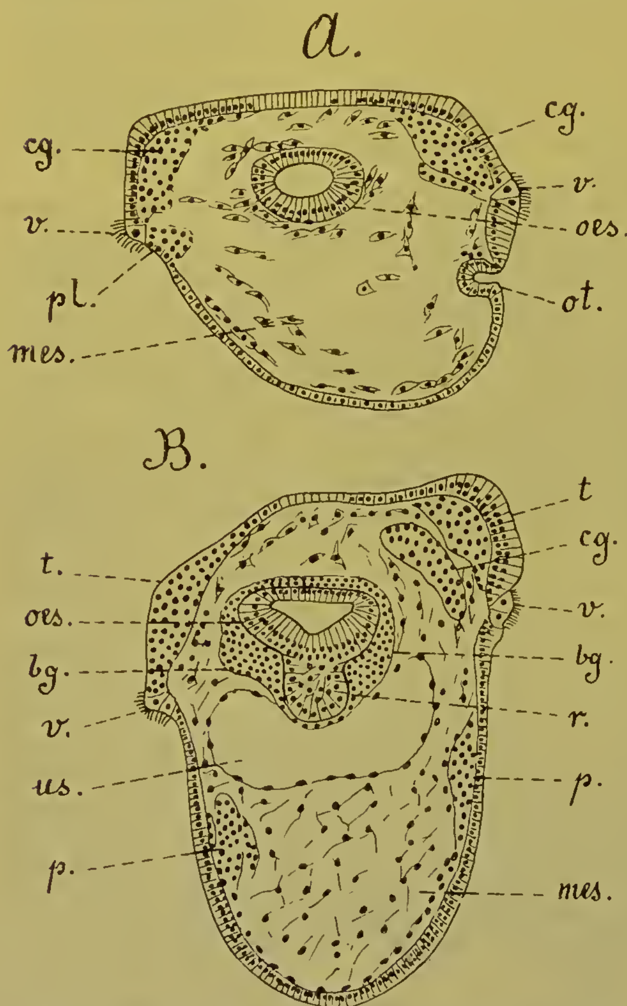


Fig. 628. *A* und *B* Querschnitte durch die vordere Gegend zweier Paludina-Embryonen im Stadium der Fig. 599 *A* und *B* pag. 1018 (nach v. Erlanger).

bg Buccalganglion, *cg* Cerebralganglion, *mes* Mesodermgewebe, *oes* Oesophagus, *ot* Otocyste, *p* Pedalganglion, *pl* Pleuralgauglion, *r* Radulatasche, *t* Tentakelanlage, *us* Ursinus, *v* Velum.

Der Verlauf dieses Processes wurde in theoretischer Hinsicht schon früher betrachtet und durch die Fig. 600 *A—E*, pag. 1022, illustrirt. In der Ontogenie ist der Vorgang jedenfalls ein ähnlicher, doch tritt er wegen der noch mangelnden oder schwer wahrzunehmenden Verbindungsstränge nicht so deutlich hervor. Ueberhaupt ist das Studium der Entwicklung des Nervensystems dadurch vielfach erschwert, dass die ectodermalen Anlagen sich wenig deutlich gegen das Mesoderm abgrenzen, wie aus den textlichen und bildlichen Darstellungen sowohl älterer als neuerer Autoren zu entnehmen ist. Diese Schwierigkeit hatte wohl die durch Bobretzky's Untersuchungen (Nr. 11) veranlasste und mehrfach wiederholte Auffassung von dem mesodermalen Ursprung des Nervensystems bei den Gastropoden hervorgerufen.

Das Abdominalganglion entsteht bei Paludina und Bythinia als eine unpaare Ectodermverdickung am Boden und Hinterende der Mantelhöhle, wo es dorsal vom Herzen gefunden wird.

Wie bereits erwähnt, sollen alle Ganglien getrennt von einander entstehen und sich erst secundär durch Commissuren verbinden. Wenn die Ganglien, wie bei Bythinia sehr nahe an einander liegen, sind sie nach Erlanger beim Embryo mehr getrennt und rücken erst später zusammen. P. Sarasin liess gerade bei der genannten Form die Pedal- und Intestinalganglien, sowie das Abdominalganglion aus einer gemeinsamen ventralen Ectodermwucherung hervorgehen und konnte sie daher der Bauchganglienkette der Anneliden vergleichen, während jetzt die Auffassungen mehr dahin gehen, dass nur die Pedalganglien oder besser die (bei niederen Prosobranchiern mit queren Verbindungssträngen versehenen) Pedalstränge als eventuelles Homologon des Bauchmarks anzusehen sind.

Auch bei den Pulmonaten legen sich trotz der ihnen eigenen starken Concentration des Nervensystems die Ganglien getrennt an und vereinigen sich erst nachträglich. Wir haben verschiedentlich auf die Verhältnisse der Lungenschnecken Rücksicht genommen, welche in neuester Zeit sehr eingehend von A. Henchman und F. Schmidt untersucht wurden, doch hielten wir uns im Allgemeinen an die Prosobranchier, bei denen die Vorgänge in Folge der weiteren Trennung der Ganglien leichter verständlich sind. Die Bildungsvorgänge bei den Pulmonaten stimmen mit diesen im Ganzen überein.

C. Die Sinnesorgane.

Die Entstehung der Fühler als höckerförmige Erhebungen des Velarfeldes ist schon bei Betrachtung der äusseren Körpergestalt mehrfach erwähnt worden (vgl. z. B. Fig. 594, 595, 599, 618, 619 u. a.). Sie liegen unmittelbar über der Gehirnanlage, und wenn diese sich vom Ectoderm ablöst, bleiben sie als umfangreiche Verdickungen des letzteren zurück (Fig. 628 *B*, *t*). Ihrer Lage nach entsprechen sie den Kopffühlern der Anneliden, und dies würde umsomehr der Fall sein, wenn man das Cerebralganglion auf die Scheitelplatte zurückführen könnte. Die unteren Fühler der Landpulmonaten entstehen etwas später, in nächster Nähe der Basis des oberen, die Augenanlagen tragenden Fühlerwulstes. Bei den Landpulmonaten hat man die Gegend des Kopfes, wo diese Gebilde ihren Ursprung nehmen und wo auch die Gehirneinstülpung liegt, als Sinnesplatte bezeichnet. P. und F. Sarasin fanden hier (bei Helix) eine Anzahl kleiner, knospenförmiger Gebilde (Fig. 629 *B*), welche sich durch ihre Aehnlichkeit im Bau mit dem Seitenorgane der Wirbelthiere als Sinnesorgane documentiren. Fig. 629 *A* lässt je zwei derselben in einer Vertiefung, jederseits am Embryo erkennen, und es ist möglich, dass die an dieser Stelle entstehenden Cerebraltuben von ihnen aus den Ursprung nehmen. Diese Seitenorgane finden sich auch wohl an anderen Körpertheilen und sind in einigermaassen ähnlicher Form auch von ausgebildeten Gastropoden bekannt. Wahrscheinlich persistiren jedoch die speciell in Rede stehenden Gebilde nicht, und sind daher als vergängliche Larvenorgane anzusehen.

Eine ähnliche Bedeutung möchten P. und F. Sarasin auch den früher (pag. 1061) beschriebenen, an der Bildung des Gehirnes betheiligten Cerebraltuben zuschreiben, indem sie auch diese für rudimentäre Sinnesorgane halten. Diese Organe möchten bei den Vorfahren der Gastropoden wirklich functio-

nirt haben, ähnlich wie man es von dem vermeintlichen Geruchsorgan der Anneliden annimmt. Jetzt geht von ihnen die Bildung einer Parthie des Gehirns aus, so wie bei den Anneliden die Entstehung des Gehirns auf Sinnesorgane des präoralen Theiles zurückgeleitet wurde (KLEINENBERG, vgl. pag. 191).

Die Entwicklung der Augen vollzieht sich in recht einfacher Weise. Sie erfolgt ungefähr gleichzeitig mit der Anlage der Fühler, indem an deren unterem Rande eine Einsenkung auftritt. Dieselbe vertieft sich zu einem Bläschen, welches sich schliesslich vom Ectoderm ablöst und nunmehr unter der Haut gefunden wird. Oft, wie z. B. bei Paludina, liegt das Augenbläschen auf einem Höcker an der Basis des Fühlers. Wo sich die Augen auf den Fühlern selbst befinden, wie bei den oberen Tentakeln der Landpulmonaten, werden sie mit dem Wachsthum der Fühleranlagen emporgehoben. Die Augen erscheinen bereits, wenn die Fühler erst angedeutet sind (FOL).

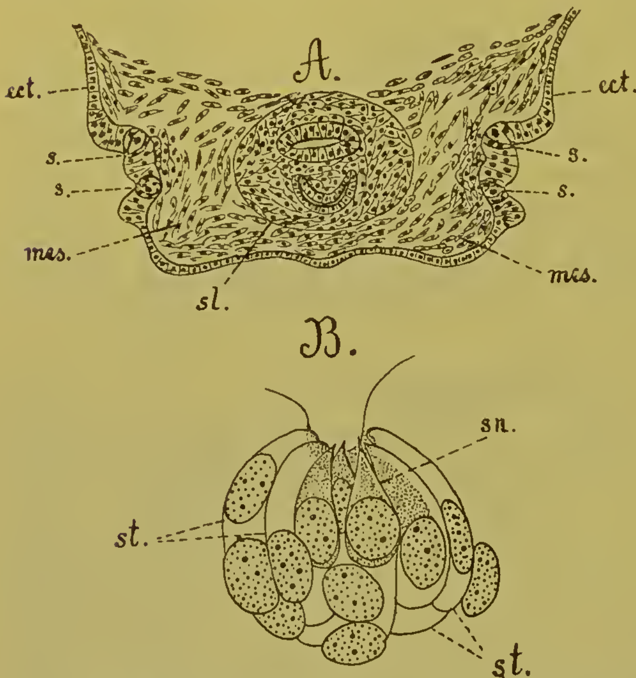


Fig. 629. *A* Querschnitt eines jüngeren Embryos von Helix Waltoni, *B* Seitenorgan eines Embryos derselben Schnecke (nach P. und F. SARASIN).
ect Ectoderm, *mes* Mesodermzellen der Leibeshöhle, *s* Seitenorgane der Sinnesplatte, *sl* Schlundmasse mit dem Quersehnitt des Oesophagus und der Radulatasche, *sn* Sinneszellen, *st* Stützzellen.

Die weitere Ausbildung der Augen gibt sich dadurch zu erkennen, dass sich im proximalen Theil der Augenblase Pigment ablagert. Dieser Theil wird umfangreicher; er liefert die Retina, während der distale Theil die Cornea bildet. Als Ausscheidungen der Zellen entstehen im Innern der Augenblase zwei Gebilde von anfangs homogener Structur und starkem Lichtbrechungsvermögen, die Linse und der Glaskörper. In letzterem treten zarte Fasern auf, welche von der Retina zur Linse ziehen (v. ERLANGER, No. 27).

Nach SALENSKY soll bei Vermetus die Bildung der Augen im Zusammenhang mit der Einstülpung des Cerebralganglions vor sich gehen. Sie treten als rundliche Verdickungen am Rande der sich später zur Bildung des Gehirns einsenkenden Platten auf, höhlen sich darauf bald zu ähnlichen Blasen aus, wie wir sie oben als Anlagen der Augen kennen lernten und werden dann im Zusammenhang mit der Einstülpung nach innen verlegt. Erst ziemlich spät, wenn die Linse schon ausgeschieden ist, sollen sie den Zusammenhang mit der Hirneinstülpung verlieren. Die sonstige Entwicklung der Augen verläuft allem Anschein nach ganz ähnlich, wie wir es vorher darstellten. Durch eine derartige Bildung der Augen wird man an das Verhalten der-

jenigen Schnecken erinnert, bei denen die Augen wie die mancher Opisthobranchier dem Gehirn anliegen. Die Augen von Vermetus finden sich jedoch unseres Wissens aussen an der Fühlerbasis.

Die Ontogenie der Gastropodenaugen bietet insofern ein grösseres Interesse dar, als sich einzelne ihrer Stadien mit dem ausgebildeten Zustand verschiedener Schneckenaugen vergleichen lassen. So besitzt Patella

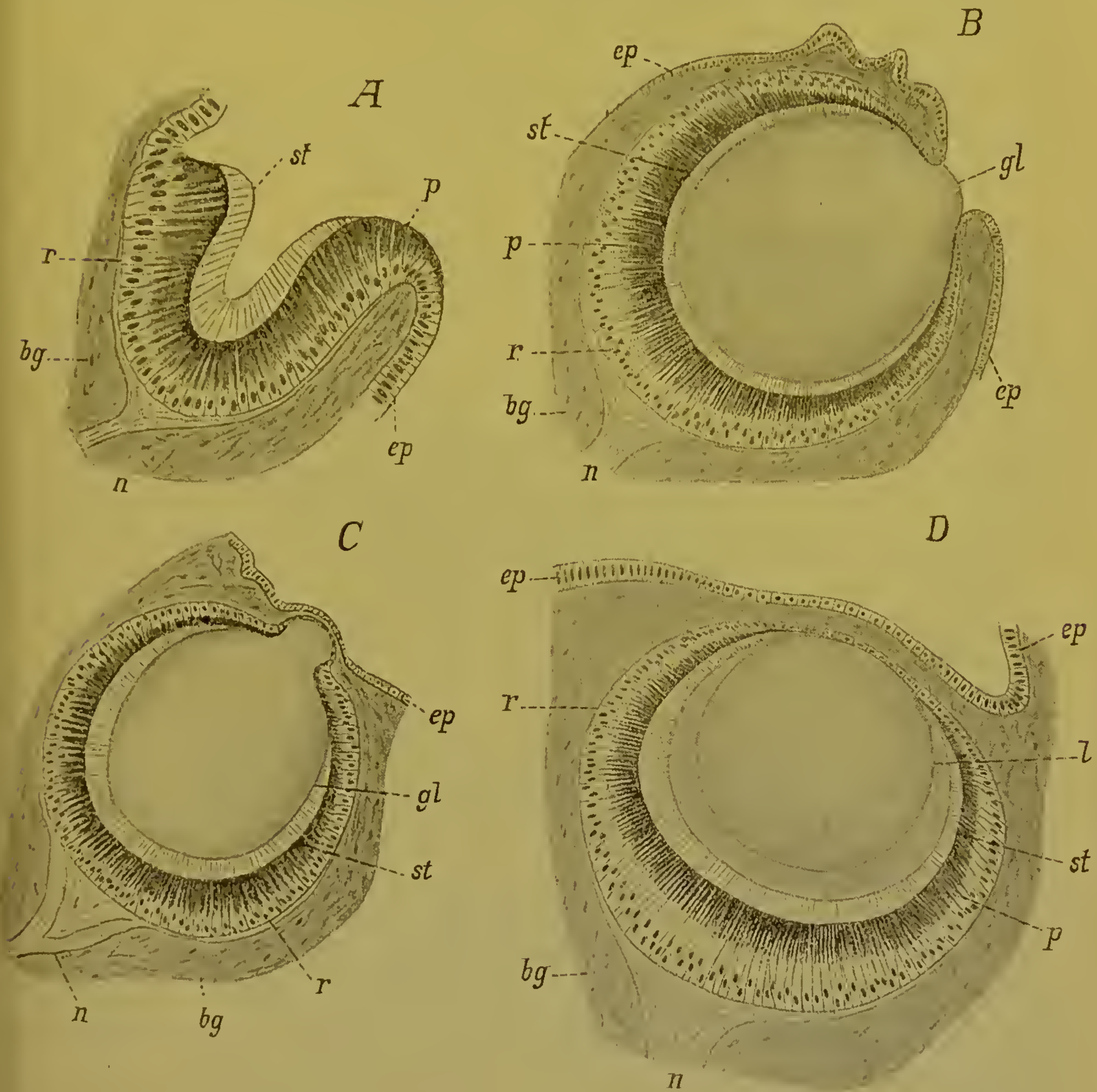


Fig. 630. *A—D* die Augen von Patella rota *(A)*, Trochus magnus *(B)*, Turbo creniferus *(C)* und Murex brandaris *(D)* (nach Hilger).
bg Bindegewebe, *ep* äusseres Körperepithel, *gl* Glaskörper, *l* Linse, *n* Sehnerv, *p* Pigment, *r* Retina, *st* Stäbchen.

Augen, welche in der gewöhnlichen Weise gelagert sind, aber nur die Form grubenförmiger Einsenkungen der Oberfläche zeigen (Fig. 630 *A*). Bei Haliotis, Trochus u. a. vertieft sich die Grube und wird somit zur Blase, die aber offen bleibt (Fig. 630 *B*). Ihr Lumen ist erfüllt von einer stärker lichtbrechenden, als Glaskörper bezeichneten gallertigen Masse (*gl*). Bei anderen Formen ist die Blase zum Schluss gelangt (*C*), und

schliesslich kommt es zur Bildung der höheren mit einer sog. Linse und dem Glaskörper versehenen Form des Gastropodenauges (Fig. 630 D [Fraisse, No. 34, Hilger, No. 43, Pelseneer No. 85]).

Die zuerst genannten Prosobranchier hält man bekanntlich mit Recht für sehr niedere Formen, und es liegt daher nahe, auch den einfachen Bau ihrer Sehorgane für einen ursprünglichen Zustand anzusehen. Wenn dies richtig ist, so würde man hier die allmähliche Herausbildung des Sehorganes bis zu seiner jetzigen Höhe in besonders klarer Weise vor sich haben.

Nach Carrière's Beobachtung (Nr. 22) verläuft die Bildung der Augen bei der Regeneration auf die gleiche Weise, wie dies oben für die ontogenetische Entstehung geschildert wurde. Das ectodermale Epithel ist also auch in späterer Zeit noch fähig, aus sich die Sinnesorgane hervorgehen zu lassen.

Die Otolithenblasen, welche besonders an den Larven deutlich zu erkennen sind und deren Auftreten daher schon verschiedentlich besprochen wurde (Fig. 595, 599, 605, 612, 619), entstehen als Einsenkungen des Ectoderms zu beiden Seiten der Fussanlage und in der Nähe des Pedalganglions, zu dem sie aber keine engere Beziehung haben, da ihre Innervirung vom Gehirn aus erfolgt (Lacaze Duthiers). Sie schnüren sich vom Ectoderm ab und werden noch jetzt von einem hoch cylindrischen Epithel gebildet, das sich später abplattet, doch erscheint zunächst die vordere und ventrale Parthie der Bläschen noch dicker. An diesem Theil der Wand erfolgt jedenfalls die Abscheidung der in der Ein- oder Mehrzahl vordandenen Otolithen. Diese lösen sich dann von der Wand ab und wehren von den auf den Zellen entstandenen Sinneshaaren getragen.

Das Spengel'sche (Geruchs)-Organ (Osphradium) macht sich erst in einem späteren Entwicklungsstadium (von Paludina) in Form eines parallel zur Längsaxe und zum Kiemenwulst gerichteten wulstförmigen Vorsprungs der Mantelhöhle bemerkbar. Derselbe entstand durch eine bedeutende Verdickung des Ectoderms; es liegen hier mehrere Zellschichten über einander. Wo Gruben an dem Organ vorhanden sind, wie bei Paludina, entstehen sie durch Einsenkung des verdickten Ectoderms. (v. Erlanger).

In ähnlicher Weise entsteht jedenfalls auch die blättrige Structur, welche das Organ aufweisen kann. Ursprünglich war das Organ paarig vorhanden und lag neben der Kieme, wie dies bei Prosobranchiern noch der Fall ist. Wenn es nur in der Einzahl gefunden wird, wie bei anderen Prosobranchiern und den Opisthobranchiern, so hängt dies jedenfalls mit der früher (pag. 1021) charakterisirten, durch die Verschiebung einzelner Körperparthien veranlassten Asymmetrie des Körpers zusammen.

D. Die Fussdrüsen.

Bei den Embryonen bezw. Larven verschiedener Gastropoden, z. B. Nassa (Fig. 601 *D* und *E*, 603), Vermetus, Murex, Firoloides (Fig. 605) u. a., ist eine tiefe schlauch- oder sackförmige Ectodermeinsenkung am Fuss beschrieben worden, welche mit der von Kowalewsky bei den Embryonen von Chiton aufgefundenen Fussdrüse grosse Uebereinstimmung bezüglich ihrer Lage zeigt. Eine derartige Anlage ist vielleicht auch bei Dentalium vorhanden. Bei Nassa stellt diese Drüse einen ziemlich langen Schlauch dar, und bei Murex ist sie ähnlich gestaltet (Bobretzky Nr. 11);

bei Firoloides soll sie allerdings weit kürzer und zweilappig sein (FOL Nr. 31, Fig. 605 *fd*). SALENSKY beschreibt von Vermetus das Auftreten zweier Ectodermeinstülpungen am Fuss, von denen die eine am vorderen, die andere am hinteren Ende des Fusses liegt. Die Kanäle verlängern sich nach innen und spalten sich, um so die drüsige Parthie zu liefern. Es sind auch bei ausgebildeten Gastropoden verschiedene hintereinander gelegene Drüsen der Fusssohle bekannt (vgl. z. B. CARRIÈRE Nr. 21). Bisher erscheint uns die Zugehörigheit der geschilderten Anlagen zu diesen Drüsen nicht recht klar gestellt. Bekanntlich kommen auch den Lamellibranchiaten verschiedene (am Vorderende und an der Fusssohle gelegene) Drüsen zu, die man mit den vorderen und hinteren Fussdrüsen der Prosobranchier homologisirt hat (BARROIS Nr. 3), ob mit Recht, scheint noch zweifelhaft.

E. Der Darmcanal.

Der Vorderdarm entsteht als eine Ectodermeinsenkung, an welcher sich schon bald eine ventrale Aussackung, die Zungentasche, erkennen

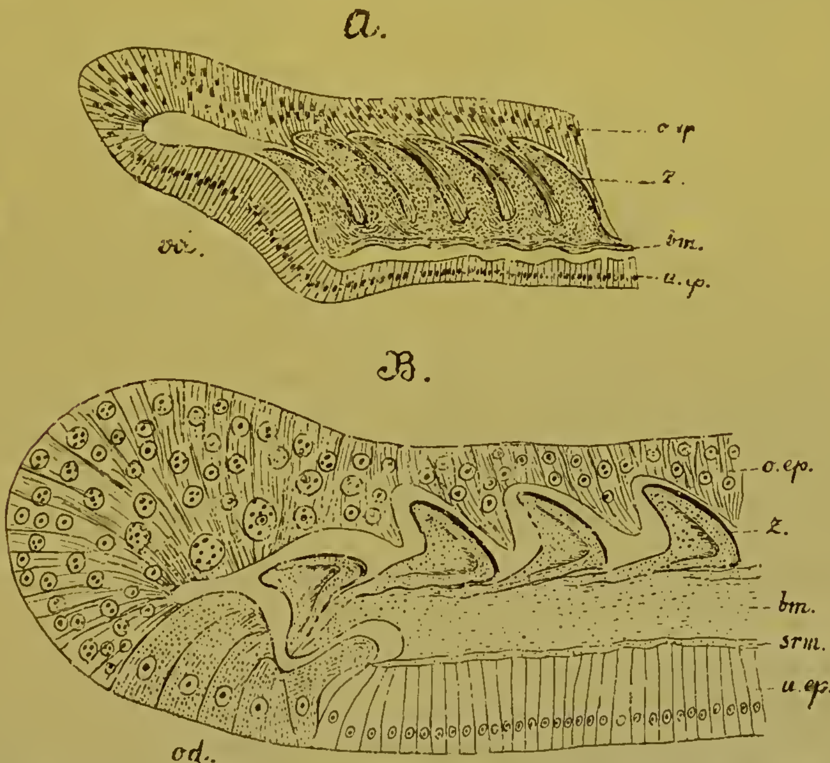


Fig. 631. *A* und *B* Längsschnitte durch die Radulatasche von Octopus vulgaris und Helix nemoralis (nach RÖSSLER).
bm Basalmembran, *od* Odontoblasten, *o.ep* oberes Epithel, *srm* Subradularmembran, *u.ep* unteres Epithel, *z* Zähne.

lässt (Fig. 593 pag. 1008, 618 pag. 1049 u. a. Fig.). Zuweilen tritt dieselbe bereits auf, ehe noch der Vorderdarm völlig eingesenkt ist und liegt in Folge dessen oberflächlich neben der Einstülpungsöffnung, wie dies z. B. bei Helix der Fall ist (Fig. 621 und 622, pag. 1054). Wenn sich die Zungentasche verlängert, erfährt sie eine dorsoventrale Abplattung. Ihre Ränder biegen sich dann nach oben, so dass sie jetzt die Form einer doppelwandigen Rinne annimmt, deren dorsalwärts gerichtete Höh-

lung von einer Bindegewebsmasse ausgefüllt wird. Die doppelte Wand der Rinne wird von dem oberen und unteren Epithel gebildet, welchem letzteren in der Hauptsache die **Bildung der Radula** zukommt. Die erste Andeutung der Radula erschien schon früh als dünnes cuticulares Häutchen in der Zungentasche. Die Bildung der Reibplatte, welche man am ausgebildeten Thier studirt hat (Rössler, No. 95, Rücker, No. 96 u. a.), verläuft in der Weise, dass die am blinden Ende und mehr ventral gelagerten Zellen die Abscheidung der Zähne übernehmen, während die Basalmembran, welcher die Zähne aufsitzen, von dem unteren Epithel geliefert wird (Fig. 631 *A*). Die zahnbildenden Zellen (Odontoblasten) häufen sich zu grösseren Zellgruppen zusammen, welche eine Art Polster bilden, auf welchem nunmehr der Zahn zur Abscheidung gelangt (Fig. 631 *A* und *B*). In der Form dieses Polsters spricht sich bereits die künftige Gestalt des Zahnes aus. Bei den Opisthobranchiern und Pulmonaten tritt eine besondere Differenzirung ein, indem nur wenige (4—5) sehr grosse Zellen die Bildung eines Zahnes übernehmen (Fig. 631 *B*, *od*); die fünfte Zelle soll den unter dem betreffenden Zahn gelegenen Theil der Basalmembran liefern. Der so entstandene Zahn verschmilzt mit der Basalmembran und dem verlängerten Basaltheil des vorhergehenden Zahnes (Fig. 631 *B*). Wenn ein Zahn soweit fertig ist, so übernimmt dieselbe Zellgruppe die Bildung des nachfolgenden Zahnes derselben Längsreihe. Der Anzahl der Zähne in einer Querreihe entspricht die Zahl der neben einander vorhandenen Odontoblastenpolster. Mit den geschilderten Bildungsvorgängen ist die Radula aber noch nicht völlig fertig gestellt, sondern das obere Epithel liefert noch ein zähflüssiges Sekret, welches auf den Zähnen zu einer Art von Schmelz erhärtet. Das mit der allmählichen Abnutzung verbundene Vorwärtsschieben der Radula resultirt zum grösseren Theil aus dem Wachsthum der umgebenden Gewebe und wird wohl auch mit durch die Wirkung der Muskulatur an der vorderen Radulaparthie bewirkt (Rössler).

Die Bildung der Radula scheint auch bei den übrigen damit versehenen Mollusken (Cephalopoden Fig. 631 *A*, Amphineuren) in ganz ähnlicher Weise wie bei den Gastropoden zu verlaufen, weshalb wir ihrer nur an dieser Stelle eingehender Erwähnung thun.

Die Speicheldrüsen entstehen erst ziemlich spät als Divertikel der vor der Zungentasche gelegenen Parthie des Vorderdarmes.

Der Mitteldarm zeigt bei den verschiedenen Gastropoden insofern eine differente Entstehung, als durch die Anhäufung von Dotter oder einer dem Eiweiss entstammenden secundären Nährmasse an verschiedenen Stellen des Mitteldarms die Ausbildung desselben vielfach verzögert und dadurch, zumal wenn die Nährmasse sehr voluminös ist, der ganze Bildungsmodus des Darmkanals stark beeinflusst wird. In vielen Fällen aber verläuft die Bildung des Mitteldarmes sehr einfach, indem der eingestülpte Entodermsack durch fortschreitende Theilung seiner Zellen sich vergrössert, vorn mit dem Stomodäum verschmilzt und hinten in einen kegelförmigen Endabschnitt auswächst, welcher sich mit dem Ectoderm zur Bildung des Afters verbindet. Dass der hintere Abschnitt des Mitteldarmes anfangs gerade nach hinten gerichtet sein, später aber eine Knickung nach rechts und vorn erfahren kann, wurde als mit dem Erwerb der Asymmetrie in Zusammenhang stehend, schon früher erwähnt. Von den Windungen, welche dieser Darmabschnitt mit seiner Verlänge-

rung durchmacht, braucht als nicht wesentlich kaum besonders gesprochen zu werden. Dagegen machen sich andere wichtige Veränderungen durch die schon erwähnte Ablagerung der Nährmasse im Bereich des Mitteldarms geltend. In sehr einfacher Weise verläuft dieselbe bei Paludina (Bütschli). Die ventrale Parthie des Entoderms wird hier bereits in frühen Stadien durch Vergrösserung der Zellen und Einlagerung von Deutolecithtropfen in dieselben besonders umfangreich (Fig. 597, 598 und 599 pag. 1016 ff.). Offenbar rührt diese Verdickung der Mitteldarmwand von der Aufnahme des Eiweisses aus dem Cocon her, welches dann besonders in die ventralen Entodermtheile aufgenommen und niedergelegt wird. Später wird dann die ganze sackförmige vordere Parthie des Mitteldarms von dieser Ablagerung in Anspruch genommen, doch ist dieselbe an der Ventralseite immer am stärksten. Die dorsale und vordere Parthie, mit welcher sich der Oesophagus verbindet, setzt sich sackförmig ab und wird zum Magen, während die ventrale und mehr nach hinten gelegene Parthie, welche bei Weitem die meisten Deutolecithbestandtheile enthält, die Leber liefert. Diese geht aus ihrer anfänglich runden bald in eine gelappte Form über. Leydig beschreibt, wie man erst einige grosse, dann immer zahlreichere und kleinere Lappen unterscheidet, bis es bei geburtsreifen Embryonen durch immer weiter gehende Theilung zur Bildung länglicher Follikel gekommen ist.

Es ist in den meisten Fällen beobachtet worden, dass die mit Nährsubstanz beschwerten Theile des Entoderms in die Leber übergehen oder doch zu deren Bildung in Beziehung stehen; ob dies freilich die Regel ist, scheint uns fraglich, da diese Theile eine recht differente Lage am Mitteldarm einnehmen, wie noch gezeigt werden soll.

Noch auffallender als bei Paludina tritt die Erfüllung des ventralen Entoderms mit Nährmasse bei den Heteropoden hervor. Fol spricht dort von einem ventralen Nährsack, der aus stark aufgetriebenen, colossalen Zellen gebildet wird und sich ebenfalls von dem Magen abschnürt, um dadurch zur Anlage der Leber zu werden. Dies dokumentirt sich später ganz deutlich dadurch, dass er mehrlappig wird. Ein ventraler Nährsack ist auch in den späteren Stadien bei Limnaeus vorhanden; doch wird von demselben ausdrücklich angegeben, dass er nicht zur Bildung der Leber beitragen soll, sondern diese entstände völlig unabhängig davon in Form zweier kleiner am Ende des Magens sich ausstülpender Blindsäcke. (Wolfson, No. 131.)

Es ist nicht möglich, die verschiedenen Angaben über die Bildungsweise der Leber auf ihre Richtigkeit zu controlliren. Sie sind so different und lassen sich bei unserer jetzigen Kenntniss dieser Verhältnisse so schwer aufeinander zurückführen, dass man annehmen darf, es werden sich bei genauerer Untersuchung noch vielfache Modificationen derselben ergeben. Man darf dies um so eher erwarten, als es sich hier offenbar um schwierig zu erkennende Vorgänge handelt.

Als eine fingerförmige Einstülpung der ventralen Wand am Hinterende des Magens, neben welcher bald eine zweite auftritt, soll auch bei den Pteropoden die Leber entstehen (Fol). Bei den Pteropodenlarven haben sich die mit der Nährsubstanz versehenen Theile soweit vom Mitteldarm differenzirt, dass sie zwei Säcke darstellen, welche sich scharf vom Magen absetzen, ja sogar bis zur Bildung eines Stieles von ihm abgeschnürt werden. Diese Nährsäcke, von denen einer meist umfangreicher ist, zeigen bei den einzelnen Formen eine etwas verschiedene Lage, zumeist

aber scheinen sie doch ventral und am Hinterende des Magens in diesen zu münden, so dass man an eine Beziehung zwischen den Nährsäcken und der Leber denken kann. Mit der fortschreitenden Ausbildung der Leber nehmen die Nährsäcke an Umfang ab.

Die beiden verschieden grossen entodermalen Magendivertikel sind, wie schon früher erwähnt, auch bei den Larven der Opisthobranchier vorhanden (Fig. 612 *di*, pag. 1036). Sie sollen hier mehr der dorsalen und vorderen Parthie des Magens angehören (RHO, Nr. 93, FISCHER, Nr. 30). Nach FISCHER's Angabe wandeln sie sich direct zur Leber um, indem sie Aussackungen bilden, welche in die Rückenpapillen eintreten. Dabei soll das linke Divertikel die Hauptmasse der Leber liefern, während aus dem rechten der bei den Nudibranchiern nur wenig umfangreiche rechte Leberlappen hervorgeht.

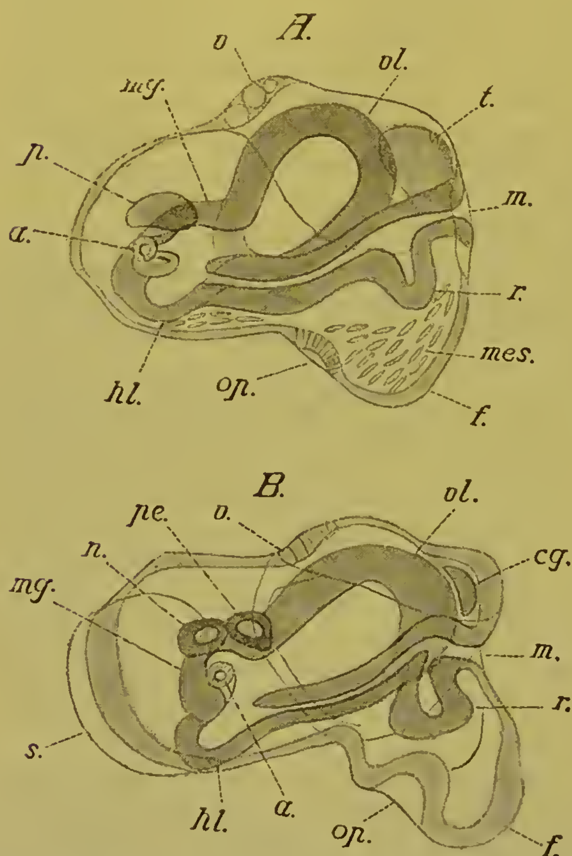


Fig. 632. *A* und *B* Embryonen von Bythinia tentaculata in etwas verschiedenem Stadium (nach v. ERLANGER).
a After, *cg* Cerebralganglion, *f* Fuss, *hl* hinterer Leberlappen, *m* Mund, *mes* Mesodermzellen der Leibeshöhle, *mg* Magen, *n* Nierenanlage, *op* Operculum, *p* Pericardialsack, *pe* Pericardium, *r* Radulatasche, *s* Schale, *t* Tentakel, *v* Velum, *vl* vorderer Lebersack.

Etwas andere Verhältnisse zeigen die Pulmonaten bezüglich der Lagerung der Nährmasse. Von ihnen wird angegeben, dass die Hauptmasse der grossen mit Eiweiss erfüllten Zellen an der Rückenseite liegt. Welchen beträchtlichen Umfang diese Entodermparthie gewinnt, erkennt man an den Fig. 618—623 pag. 1049 bis 1056 abgebildeten Embryonen von Planorbis, Helix und Limax. Besonders ventral und hinten bleiben dagegen die Entodermzellen klein und von hier geht die Bildung der hinteren Darmparthie aus, die in der geschilderten Weise verläuft. Die kleinzellige Parthie gewinnt später eine grössere Ausbreitung und es scheint, dass die Eiweisszellen mehr nach der linken Seite gedrängt werden (Fig. 618). Auch für die Landpulmonaten wird eine dorsale Lagerung des Nährzellencomplexes angegeben, und zwar wird beschrieben, wie daraus direct die Leber hervorgeht (JOURDAIN, Nr. 49). Nach den von den Pulmonaten vorliegenden Abbildungen scheint aber doch, zumal bei den Landpulmonaten, die grosszellige Masse sehr weit nach der Ventralseite hinab zu reichen, so dass vielleicht eine grössere Uebereinstimmung mit den früher geschilderten Verhältnissen vorhanden ist. Die anfangs noch nicht bemerkbare Abgrenzung von Darm,

Magen und Leber lässt diese Verhältnisse schwer beurtheilen und das fortschreitende Wachsthum, sowie die weitere Ausbildung der genannten Organe bringt vielfache Verschiebungen mit sich. Aehnlich dürften wohl auch die Vorgänge aufzufassen sein, welche bei Bythinia zur Bildung des Magens und der Leber führen. Dort bildet sich der hintere kegelförmig gewordene Theil des Urdarms zum Darm aus, während der weit grössere Theil des Urdarms zur Leber wird (P. Sarasin, v. Erlanger). Diese legt sich in Form eines sehr weiten vorderen und eines kleineren hinteren Lebersackes an (Fig. 632 *vl* und *hl*), während der Magen (*mg*) als eine dazwischen gelegene wenig umfangreiche Dorsalparthie des Entoderms zur Anlage kommt. In diesen Theil des Mitteldarmes mündet der Oesophagus, es geht von hier der Darm aus, und auch die beiden Lebersäcke öffnen sich hier in den Mitteldarm.

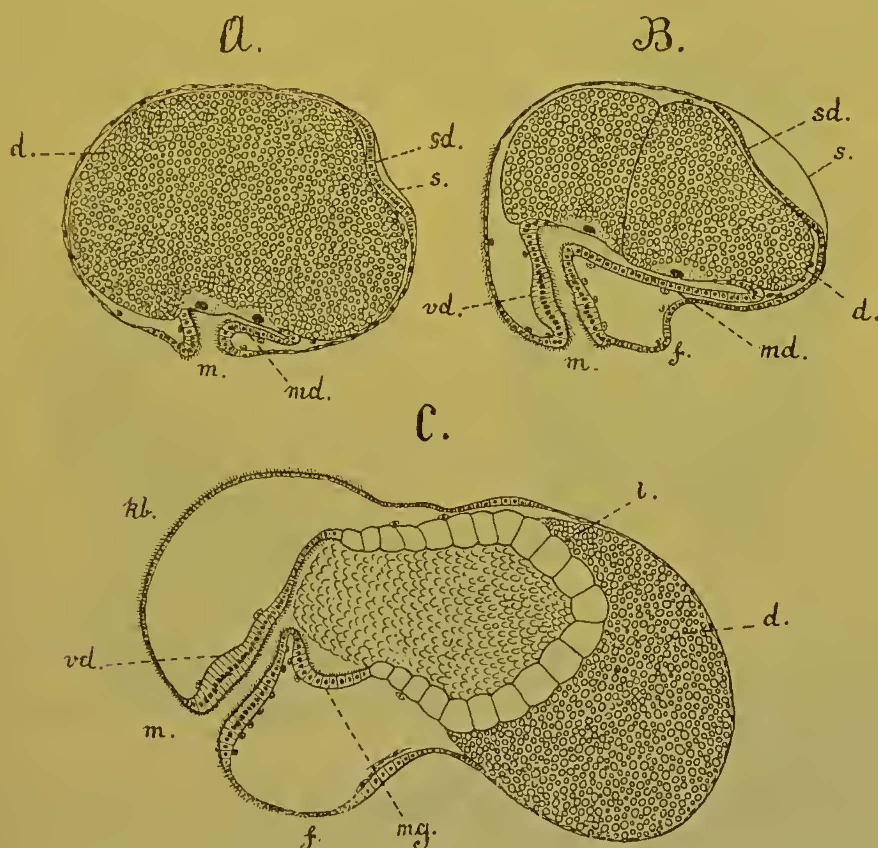


Fig. 633. *A—C* Sagittalschnitte von Fusus-Embryonen in verschiedenen Altersstadien (nach Bobretzky).
d Dotter, *f* Fuss, *kb* Kopfblase, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *s* Schale, *sd* Schalendrüse, *vd* Vorderdarm.

In den bisher betrachteten Fällen stellte der Mitteldarm von Anfang an ein ringsum von Zellen bekleidetes sackförmiges Gebilde dar, an dem erst secundär einzelne Parthien durch Concentration des Nährdotters an diesen Stellen oder durch Aufnahme von Eiweiss umgestaltet werden, in anderen Fällen aber ist die Anhäufung des Nährdotters im Ectoderm so umfangreich, dass sie es nicht zur sofortigen Ausbildung der sackförmigen Mitteldarmanlage kommen lässt. So soll nach Bobretzky bei Fusus zu einer Zeit, wenn der Oesophagus, die Schalendrüse, das Mesoderm schon weit ausgebildet sind, das Entoderm nur erst aus wenigen grossen

Zellen bestehen, die stark von Dotter erfüllt sind und eine kleine protoplasmatische Parthie nach dem Munde hinkehren (Fig. 633 *A*). An diesem Punkte entstehen durch Theilung der Makromeren weit kleinere neue Entodermzellen, welche sich bald von den Makromeren abheben und dadurch die Anlage des Mitteldarmes, speciell des Magens bilden, der dann durch Auswachsen eines zipfelförmigen Fortsatzes nach hinten den Darm entstehen lässt (Fig. 633 *A* und *B*, *md*). Die Vermehrung der Entodermzellen setzt sich auf Kosten des mehr nach hinten gedrängten Nährdotters weiter fort. Während ventral der Magen deutlicher hervortritt (Fig. 602 pag. 1027 und 633 *mg*), füllen sich die neu entstandenen dorsalen Parthien des Entoderms mit Deutolecithtropfen und gewinnen dadurch eine ähnliche glasige Beschaffenheit, wie sie die schon früher besprochenen Eiweisszellen anderer Gastropoden besitzen. Die noch sehr reichlich vorhandene Dottermasse begrenzt direct das Lumen des Entodermsackes (Fig. 602 und 633). Dieses zeigt sich bereits zum Theil von aufgelöster Dottersubstanz erfüllt (Fig. 602 *B*) und letztere wird jedenfalls von jenen grossen Entodermzellen aufgenommen. Dieselben stellen nach Bobretzky

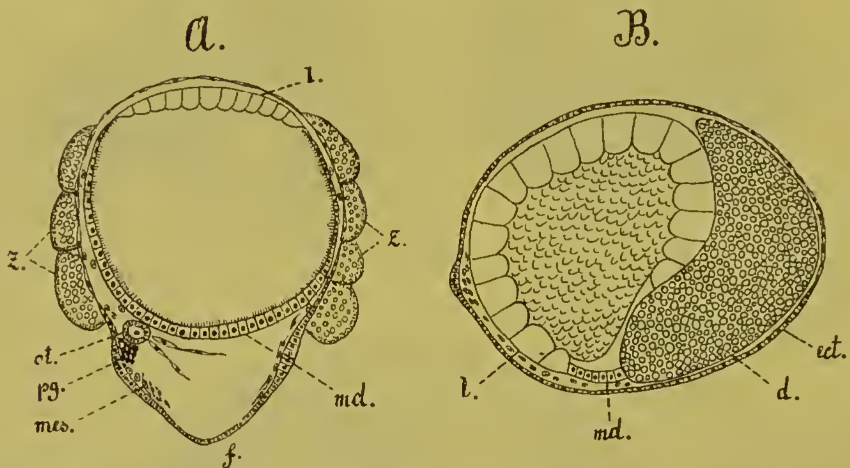


Fig. 634. *A* und *B* ein durch den Fuss und ein weiter hinten geführter Querschnitt eines Embryos von Fusus (nach Bobretzky).
d Dotter, *ect* Ectoderm, *f* Fuss, *l* Leber, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *z* Subvelarzellen.

die Anlage der Leber dar (Fig. 602, 633 und 634 *l*). Der grosszellige „Lebersack" bildet die dorsale und hintere Parthie des Entodermsackes, abgesehen von der Darmanlage (Fig. 633 und 634 *md*). Er nimmt die linke Seite des Körpers ein, während der Nährdotter mehr nach rechts gedrängt wurde. Die Schnitte Fig. 633 und 634 lassen die Lagebeziehung dieser Theile, sowie des Magens recht gut erkennen. Der Nährdotter begrenzt noch immer direct das Darmlumen. Er wird mit der fortschreitenden Entwicklung allmählich resorbirt.

Aehnliche, aber wohl noch extremere Verhältnisse wie bei Fusus bietet das noch dotterreichere Ei von Nassa, deren Keimblätterbildung bereits früher besprochen wurde (pag. 1000). Das Entoderm findet sich hier als eine wenig umfangreiche, einschichtige Zellenlage an der Ventralseite des Embryos. Durch Abheben von dem massigen Nährdotter, dem dieselbe bisher anlag, entstehen Magen und Darmanlage (Fig. 635 *C* und *D*). Infolge dieser Entstehung des Mitteldarms begrenzt auch hier der Dotter direct das Darmlumen. Man sieht, dass derselbe auch in späteren Stadien

(Fig. 601 *D* und *E* pag. 1026) noch höchst umfangreich ist und den ganzen hinteren Theil des Körpers erfüllt. Noch immer erscheint der Darm gegen die Dottermasse offen (Fig. 603 pag. 1027) und es dürften wohl bezüglich seiner weiteren Ausbildung ähnliche Vorgänge wie bei Fusus obwalten.

Wie man sieht, erfolgt die Aufspeicherung der Nährsubstanz in ziemlich verschiedenen Theilen des Entoderms, und es scheint, als ob die Ausbildung der Leber dadurch vielfach beeinflusst würde. An und für sich ist es wahrscheinlich, dass die Leber aus bestimmten Theilen des Entoderms, d. h. immer in derselben Gegend des Mitteldarms ihre Entstehung nimmt, aber es mag sein, dass dieser Vorgang eben durch die verschiedenartige Ablagerung der Nährmasse modificirt wurde. Jedenfalls geht aus dem differenten Verhalten mit einiger Sicherheit hervor, dass ursprünglich die ganze vordere Parthie

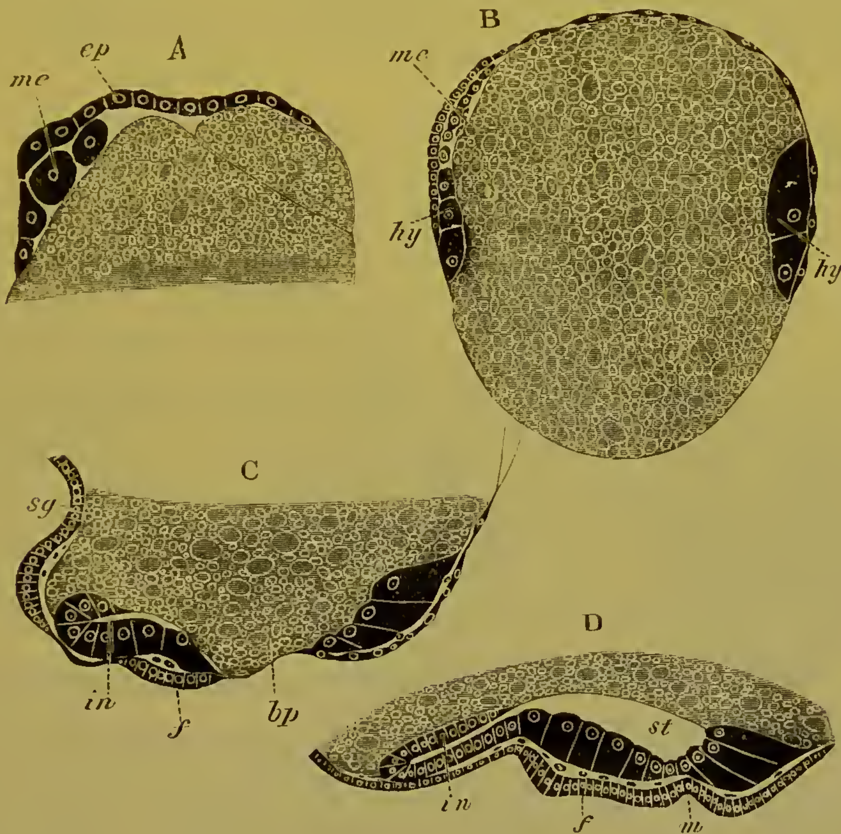


Fig. 635. *A—D* Längsschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien von Nassa mutabilis (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

bp Blastoporus, *ep* (Epiblast) Ectoderm, *f* Fussanlage, *hy* (Hypoblast) Entoderm, *in* Mitteldarmepithel, *m* Mund, *me* Mesoderm, *sg* Schalendrüse, *st* Lumen des Mitteldarms.

des Mitteldarmes die besonders zur Aufspeicherung von Nährstoffen bestimmte war.

Die Bildung des Afters geschicht in den meisten Fällen durch directe Verschmelzung des entodermalen Darmes mit der Körperoberfläche; freilich sprechen einige Autoren (so Wolfson, No. 131, P. Sarasin, No. 101, Jourdain, No. 49) von der Ausbildung eines ectodermalen Enddarmes. Da eine solche auch bei anderen Mollusken vorkommen soll,

so z. B. bei Chiton, Teredo, Entovalva, und da sie bei den höchst übereinstimmend gebauten Annelidenlarven ebenfalls gefunden wird, so ist ihr Vorhandensein a priori nicht als unwahrscheinlich zu bezeichnen. Freilich scheint in der bei weitem grösseren Mehrzahl der Fälle bei den Mollusken ein Proctodaeum nicht zur Ausbildung zu kommen.

F. Die Kiemen.

Die Entstehung der Kiemen wurde bei einigen Prosobranchiern beobachtet, bei denen sie als höckerförmige, hinter einander gelegene Erhebungen des Ectoderms auftreten. Diese Erhebungen entsprechen den einzelnen Kiemenblättchen. In sie treten Mesodermzellen ein, welche das Septum in den Kiemenblättchen liefern. Die Kieme scheint gewöhnlich erst nach der Bildung der Mantelhöhle in dieser aufzutreten (Fig. 601 *k*, pag. 1026 und Fig. 639 und 640, pag. 1080), doch kann sie sich auch schon vorher an der Oberfläche des Körpers zeigen; so soll es sich bei Fasciolaria verhalten (Osborn No. 81).

Man hält bekanntlich die zweizeilig gefiederte Kieme, wie sie der noch mit zwei Kiemen versehenen Fissurella und Haliotis zukommt, für den ursprünglicheren Zustand und möchte annehmen, dass die nur in der Einzahl vorhandene einreihige Kieme der Monotocardier davon abzuleiten ist, indem durch die Verschiebung des Pallealcomplexes die eine (ursprünglich linke) Kieme allmählich schwand und die andere (ursprünglich rechte) durch Verwachsen mit der Innenwand der Mantelhöhle einer Reihe von Kiemenblättchen verlustig ging. Man hat der Kiemenentwicklung bei den Gastropoden bisher noch zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt, um diese jedenfalls sehr wahrscheinliche Auffassung durch sie bestätigt zu sehen. Die Zurückführung auf die zweireihige Kieme ist schon deshalb sehr plausibel, weil sich diese Form der Kieme nicht nur bei den ursprünglichsten Gastropoden, sondern auch bei den Amphineuren, den niedersten Lamellibranchiaten und den Cephalopoden, d. h. also in allen Hauptabteilungen der Mollusken findet.

G. Die Differenzirung der Mesodermanlage und die Ausbildung der Leibeshöhle, des Nephridial- und Circulationssystems.

Ausser den Urnieren (pag. 1015 und 1050) haben wir von der Bildung der mesodermalen Theile noch wenig kennen gelernt. Gezeigt wurde schon früher, dass das Mesoderm als bilaterale Anlage auftritt und bald in Form zweier, den Mesodermstreifen der segmentirten Formen vergleichbaren Zellenanhäufungen am Hinterende neben dem Blastoporus gefunden wird (Fig. 636, 588, 591, 592, 596). Diese beiden Zellenhaufen treten bei den einzelnen Formen mehr oder weniger deutlich auf; sie können auch schon früh bedeutend an Umfang verlieren, indem sich einzelne Zellen von ihnen ablösen und in der primären Leibeshöhle vertheilen. In ihnen erscheint jederseits ein Hohlraum, wodurch die Zellanhäufungen nunmehr zu einem rechten und linken Säckchen werden (Fig. 636 *A* und *C*). Man hat also ein Paar von Cölomsäcken vor sich, an denen man ein somatisches und splanchnisches Blatt unterscheiden kann. Freilich scheint dieser Vorgang zumeist nicht in so einfacher und klarer Weise zu verlaufen, wie v. Erlanger dies für Bythinia beschreibt, sondern

die Ablösung der Zellen von den beiden Anhäufungen geschieht wohl für gewöhnlich sehr rasch, wodurch jene beiden Cölomsäcke weit weniger klar zu erkennen sind. Letztere repräsentiren in der Hauptsache die Pericardialanlagen; der Vorgang ist somit ein ganz ähnlicher, wie er (pag. 967) für die Lamellibranchier geschildert wurde. Das Lumen der Säcke ist auch hier, wie die weitere Entwicklung zeigen wird, als die secundäre Leibeshöhle anzusehen, während die definitive Leibeshöhle aus der von Mesodermzellen durchsetzten Furchungshöhle hervorgeht.

Wie erwähnt, wird nicht die ganze Mesodermanlage zur Bildung der Cölomsäcke verbraucht, und zuweilen scheinen auch compactere Massen übrig zu bleiben, die man sogar als Kopf- und Rumpfmesoderm unterschieden hat und aus denen man durch Spaltung eine Art von somatischem und splanchnischem Blatt entstehen liess. Nach dieser Auffassung würde die definitive Leibeshöhle wenigstens zum Theil in Form eines Cöloms entstehen. Es soll hiervon weiter unten noch gesprochen werden (vgl. pag. 1083). Im Allgemeinen nimmt man an, dass die definitive aus der primären Leibeshöhle hervorgeht, in der sich die von den Mesodermstreifen abgelösten Zellen vertheilten. Diese liefern Bindegewebe und Muskulatur. Bezüglich der letzteren hat man etwas genauer auf die Entstehung des Spindelmuskels geachtet, welcher durch dichtes Aneinanderlegen von Mesodermzellen an der Basis des Fusses seinen Ursprung nimmt.

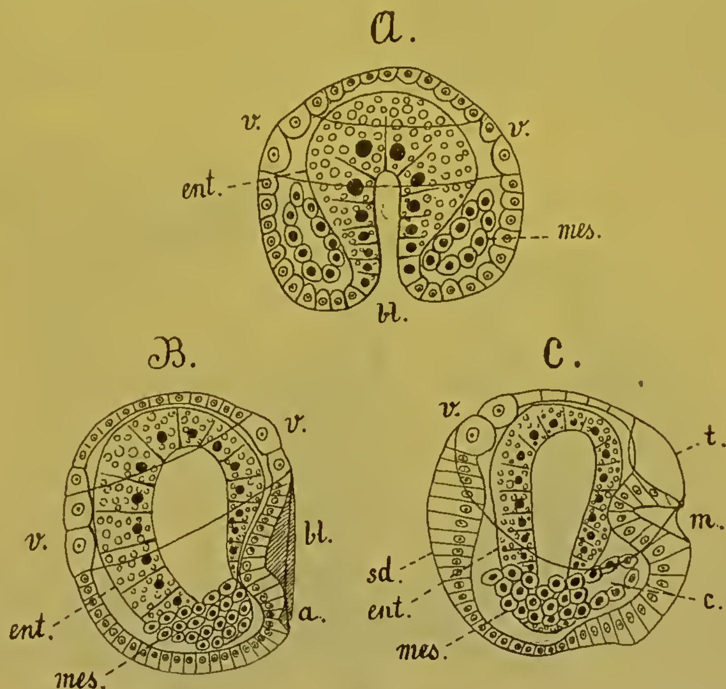


Fig. 636. *A—C* junge Embryonen von Bythinia tentaculata. *A* im Frontalschnitt, *B* und *C* von der rechten Seite (nach v. Erlanger).

a Aftergegend, *bl* Blastoporus, *c* Cölom, *ent* Entoderm, *m* Mund, *mes* Mesodermanlage, *sd* Schalendrüse, *t* Ectodermverdickung, aus welcher Tentakel und Cerebralganglion hervorgehen, *v* Velum.

Die Figuren sind etwas schematisirt.

Die Ausbildung der mesodermalen und der damit im Zusammenhang stehenden Theile ist in neuerer Zeit besonders eingehend von Erlanger bei Paludina und Bythinia studirt worden. Da sich die Resultate seiner Untersuchungen in guter Uebereinstimmung mit der Entwicklung dieser Organe bei den Lamellibranchiern befinden und da die früheren Untersuchungen nicht so umfassend waren und zu weniger befriedigenden Ergebnissen führten, werden wir uns hier hauptsächlich an v. Erlanger's Angaben zu halten haben.

Jene beiden oben erwähnten Mesodermsäcke nähern sich einander und kommen an die Ventralseite zwischen Urdarm und Ectoderm zu

liegen, wo sie mit einander verschmelzen. Ein stellenweise noch erhaltenes Septum deutet auch in etwas späteren Stadien die früher trennende Wand an (Fig. 638 *A sp*). Die weitere Entwicklung betrifft besonders die rechte Hälfte des Sackes, während die linke zurückbleibt. Der ganze Sack dehnt sich somit an der rechten Seite nach dem Rücken hin aus (Fig. 599 *A* pag. 1018 und 637). Jetzt beginnt eine Differenzirung desselben, indem sich an seinen beiden nach der Ventralseite und rechts gerichteten Zipfeln eine Verdickung mit nachfolgender Ausbuchtung der einschichtigen Wand bemerkbar macht (Fig. 637 *n* und *n'*). Dies ist nach ERLANGER's Darstellung die Anlage der Nieren, welche demnach wie die Pericardialsäcke paarig angelegt werden. Die linke Anlage schwindet übrigens bald, während sich die rechte sackförmig gestaltet (Fig. 641 *n*) und sich zur Bildung des Ausführungsganges mit dem Ectoderm verbindet. Bei Bythinia gibt sich die Niere in diesem Stadium durch Abschnürung der hinteren Parthie vom Pericardialsack zu erkennen (Fig. 632 *B*, *n*). In einem späteren Stadium wächst dann von ihrem hinteren und ventralen Theil ein zipfelförmiger Fortsatz aus, welcher sich mit dem Ectoderm der Mantelhöhle verbindet, so dass

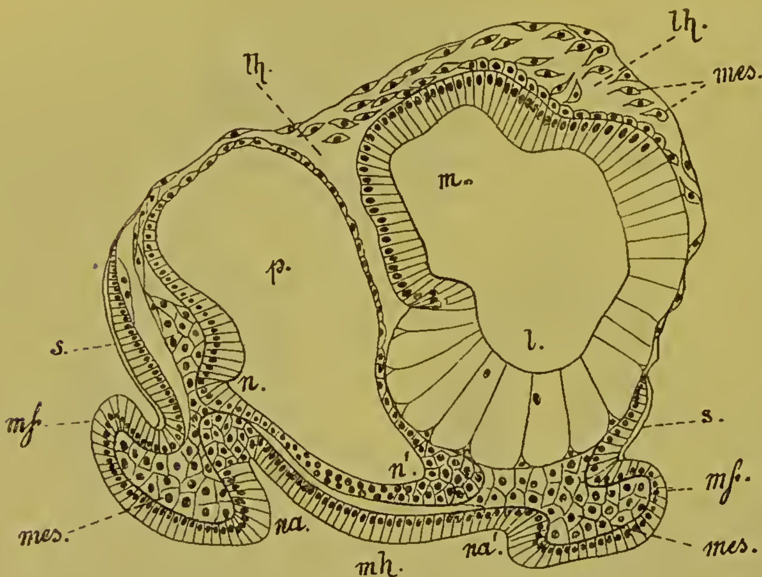


Fig. 637. Querschnitt durch die Herzbeutelgegend eines Embryos von Paludina vivipara auf dem Stadium der Fig. 599 *B* pag. 1018 (nach v. ERLANGER).

l Leber, *lh* Leibeshöhle, *m* Magen, *mes* Mesodermgewebe, *mf* Mantelfalte, *mh* Mantelhöhle, *n* definitive, *n'* rudimentäre Niere, *na*, *na'* deren Ausführungsgänge (in der Anlage), *p* Pericardium, *s* Schale.

jetzt das Nierenlumen mit der letzteren communicirt. Bei Paludina erfolgt die Bildung des Nierenausführungsganges (Ureters) von der Mantelhöhle aus. Diese hatte sich schon früher von der ventralen und rechten Seite her eingesenkt. Je ein Zipfel dieser Einsenkung ist gegen eine der beiden Nierenanlagen gerichtet (Fig. 637 *na* und *na'*). Bei dem rechten ist dies besonders deutlich, da er länger ist als der linke, welcher in Folge der Rückbildung der linken Nierenanlage ebenfalls keine bleibende Bedeutung gewinnt. Der rechtsseitige Zipfel verschmilzt dagegen mit der rechten Niere und wird somit zu deren Ureter (Fig. 599 *B* und 638 *na*).

Die ectodermale Entstehung des Ureters lässt sich auch später noch in seiner histologischen Structur erkennen. Man hat den so entstandenen Gang als primären Ureter bezeichnet gegenüber dem secundären Ureter, wie er bei den Landpulmonaten auftritt. Bei einigen Landpulmonaten mündet der primäre

Ureter in die Lungenhöhle, ganz ähnlich, wie dies oben geschildert wurde. Bei anderen setzt er sich in eine Rinne der Lungenwand fort, bei noch anderen aber kommt diese Rinne theilweise oder ganz zum Schluss und liefert, indem sie sich schliesslich ganz von der Wand der Athemhöhle loslöst, den secundären Ureter, welcher im extremsten Falle wie bei Helix pomatia neben dem Enddarm verläuft und mit diesem am Athemloch endet (v. Jhering Nr. 46, Braun Nr. 14).

Die Entstehung des secundären Harnleiters als ein anfangs rinnenförmiger und später zum Schluss kommender Theil der Lungenhöhle, welcher schon mit ziemlicher Sicherheit aus den vergleichend anatomischen Befunden zu entnehmen war, wurde durch seine Entwicklungsweise durchaus bestätigt (Braun, Behme No. 4). Die Niere der Embryonen von Helix pomatia mündet neben der Urniere in eine Vertiefung des Körpers, welche die Anlage der Athemhöhle darstellt. Mit der Vertiefung der letzteren differenzirt sich der drüsige Theil der Niere und der primäre Ureter. Der letztere geht im

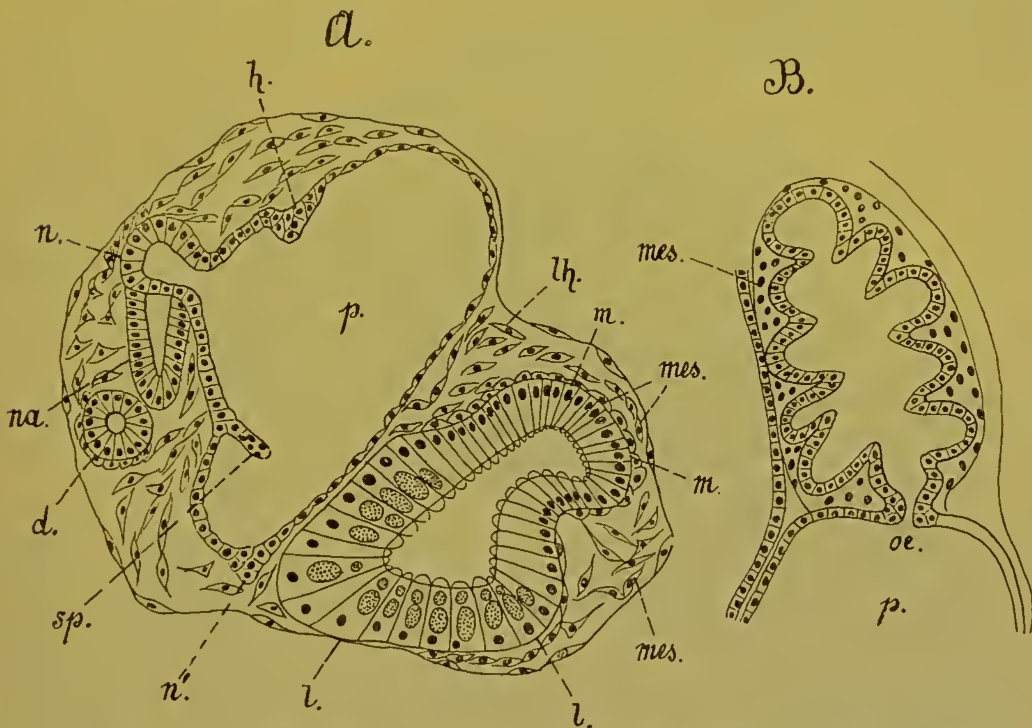


Fig. 638. *A* Querschnitt durch die Herzbeutelgegend eines Embryos von Paludina vivipara auf dem Stadium der Fig. 599 *C*. — *B* die Niere eines ziemlich reifen Paludina-Embryos (nach v. Erlanger).

d Darmcanal, *h* Herzanlage, *l* Leber, *lh* Leibeshöhle, *m* Magen, *mes* Mesodermgewebe, *n* definitive, *n'* rudimentäre Niere, *na* Ausführungsgang der ersteren, *oe* Oeffnung der Niere in den Herzbeutel, *p* Pericardium, *sp* Septum (Scheidewand) der Pericardien.

hinteren Abschnitt der Lungenhöhle in eine Rinne über, welche den ganzen Athemraum durchzieht und erst beim Athemloch endet. Die Rinne ist sehr breit und zeichnet sich durch hohes Cylinderepithel vor der übrigen mit Plattenzellen besetzten Athemhöhle aus. Später schliesst sich die Rinne durch Zusammenneigen und Verwachsen ihrer Ränder von hinten nach vorn, so dass der so gebildete secundäre Ureter nunmehr ein geschlossenes Rohr darstellt, welches in der Nähe des Afters ausmündet.

Der secundäre Ureter stellt eine innerhalb der Abtheilung der Stylommatophoren erworbene Neubildung dar, wie v. Jhering gezeigt hat. Ein

secundärer Harnleiter kommt nur den sog. Nephropneusten zu. Unter diesen finden sich aber in ein und derselben Gattung Formen, welche den secundären Ureter besitzen und andere, welche die weit ursprünglicheren Verhältnisse der Wasserpulmonaten aufweisen, wie von BRAUN gezeigt wurde. Daraus ist zu entnehmen, dass eine so durchgreifende Trennung der Pulmonaten in Branchiopneusten und Nephropneusten nicht berechtigt ist. Dass wir die Lungenhöhle nicht als umgewandelten Ureter auffassen können, sondern sie als Mantelhöhle betrachten wie bei den anderen Gastropoden, wurde bereits früher (pag. 1053) erwähnt.

Die weitere Ausbildung der Niere besteht zunächst in einem Wachsthum derselben und faltenförmiger Erhebung ihres Epithels (Fig. 638 *B*). Indem anfangs nur wenige solche Falten vorhanden sind, zeigt sich die Nierenhöhlung noch geräumig, während sie später durch Lamellen fast gänzlich erfüllt ist. v. ERLANGER weist darauf hin, dass die complicirter gebaute Niere von Paludina somit ein Stadium durchläuft, wie es in der sehr einfachen Niere von Haliotis zeitlebens erhalten bleibt. Die Mündung der Niere in den Ausführungsgang nähert sich allmählich derjenigen in den Pericardialsack (Fig. 640). Die letztere bleibt bekanntlich auch (mit gewissen Ausnahmen) bei den Gastropoden erhalten, so dass die für die Lamellibranchiaten (pag. 967 ff.) gemachten Ausführungen bezüglich der Verbindung von Cölom und Nephridien hier in gleicher Weise gelten.

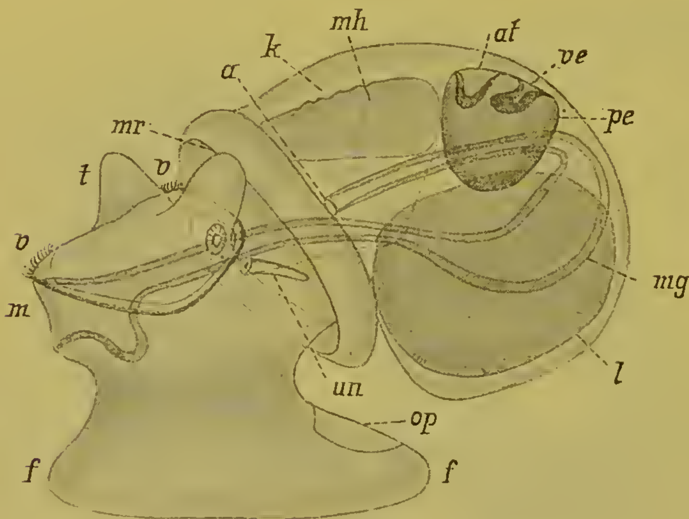


Fig. 639. Aelterer Embryo von Paludina vivipara (nach v. ERLANGER).
un Urniere, *v* Velum, die übrigen Buchstaben wie in Fig. 640.

Die meisten Gastropoden besitzen nur eine Niere, doch kommt den mit doppeltem Vorhof versehenen Prosobranchiern (Diotocardiern, Haliotis, Patella, Fissurella, Trochus) eine zweite Niere zu. Sie besitzen also ein Paar von Nephridien, und es ist von Interesse, dass sich diese ursprüngliche Paarigkeit noch in der Entstehung der Niere bei Paludina ausspricht. Diese liegt beim ausgebildeten Thier wie bei den meisten Gastropoden links vom Enddarm und müsste also nach den früher angestellten Betrachtungen, ehe die Drehung der hinteren Körperparthie stattfand, die rechte Niere gewesen sein (vgl. Fig. 600 *A—E*, pag. 1022). Für diese Auffassung liefert v. ERLANGER'S Untersuchung eine vorzügliche Bestätigung, indem nach seiner Darstellung wirklich die rechtsseitige Nierenanlage sich weiter entwickelt, die linke aber zur Rückbildung gelangt. Uebrigens ging auch schon aus P. SARASIN'S Untersuchung hervor, dass bei Bythinia

die Anlage der Niere an der rechten Seite liegt und später nach links verlagert wird.

Die bei den meisten Prosobranchiern (Monotocardiern) persistirende eine Niere entspricht also der (definitiven) linken (vor der Drehung rechten) Niere derjenigen Formen, welche noch zwei Nieren besitzen. Nun pflegt aber bei diesen (Haliotis, Fissurella, Turbo, Trochus) die rechte Niere wohlentwickelt, die linke dagegen rudimentär zu sein. Es lag also die Vermuthung nahe, die persistirende Niere der Monotocardier möchte der rechten Niere der Diotocardier entsprechen, welche Auffassung auch thatsächlich mehrfach geäussert wurde (Perrier No. 87). Doch spricht die Entwicklungsgeschichte, sowie die Thatsache, dass bei den Diotocardiern das rechte Nephridium zur Ausleitung der Genitalprodukte dient (vgl. unten pag. 1086), dafür, dass eben die linke (vor der Drehung rechte) Niere die persistirende ist und bei den Monotocardiern allein erhalten bleibt (Ray Lankester No. 65, v. Erlanger No. 29).

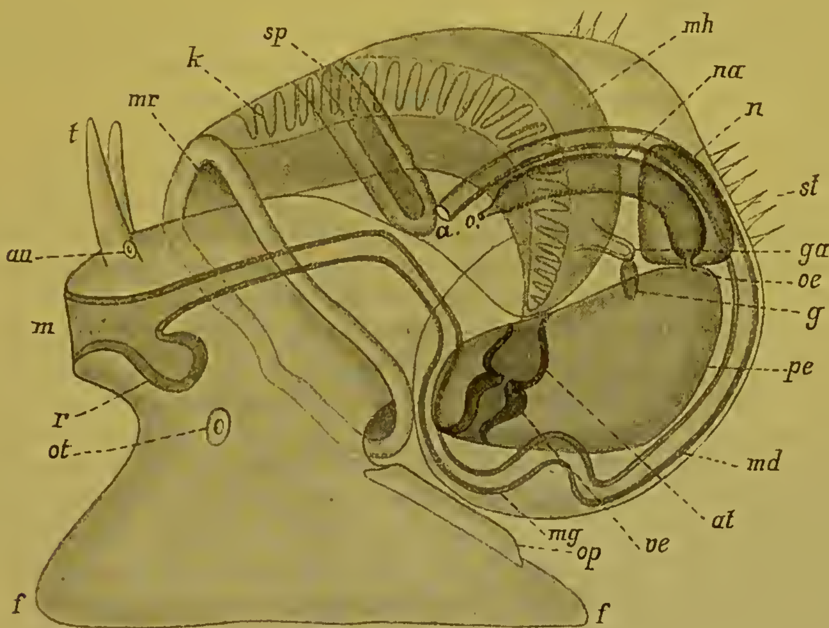


Fig. 640. Ein nahezu reifer Embryo von Paludina vivipara (nach v. Erlanger).

a After, *at* Atrium, *au* Auge, *f* Fuss, *g* Genitaldrüse, *ga* Geschlechtsausführungsgang, *k* Kieme, *l* Leber, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mg* Magen, *mh* Mantelhöhle, *mr* Mantelrand, *n* Niere, *na* Nierenausführungsgang, *o* Oeffnung des Ureters in die Mantelhöhle, *oe* Oeffnung der Niere in das Pericardium, *op* Operculum, *ot* Otolithenblase, *pe* Pericardium, *r* Radulatasche, *sp* Spengel'sches Organ, *st* Stacheln an der Schale, *t* Tentakel (Fühler), *ve* Ventrikel.

Wir sprachen zu verschiedenen Malen von dem Pericardialsack. Das war insofern nicht ganz correct, als aus jenem Sack auch die Niere ihren Ursprung nahm. Weiterhin verdankt ihm auch das **Herz** seine Entstehung. Er ist jetzt sehr umfangreich und dünnwandig geworden (Fig. 639). Dorsalwärts und links von der Nierenausstülpung des Pericardialsackes tritt eine die ganze Länge desselben einnehmende rinnenförmige Einstülpung auf, welche die Anlage des Herzens repräsentirt (Fig. 638 *h*). Die Rinne setzt sich mehr und mehr vom Pericardium ab, d. h. sie wird zu einer zunächst noch gegen die primäre Leibeshöhle

offenen Röhre. Indem sich diese zuletzt schliesst und nur noch an beiden Enden mit der Wand des Pericardialsackes in Verbindung bleibt, entsteht das Herz als ein im Pericardium gelegener und an beiden Enden sich in die primäre Leibeshöhle öffnender Schlauch. Ungefähr in der Mitte dieses Schlauches ist schon früher eine Einschnürung aufgetreten, durch welche Vorhof und Kammer geschieden werden (Fig. 639 und 640).

Die Gefässe entstehen als Lückenräume im mesodermalen Zellmaterial der primären Leibeshöhle, also zunächst ganz unabhängig vom Herzen. Es ist im Vorhergehenden schon verschiedentlich von embryonalen oder larvalen Blutsinusen die Rede gewesen, die zum Theil rhythmische Bewegungen ausführen und darum wohl auch als sog. Larvenherzen in Anspruch genommen wurden. Derartige Blutsinuse von grösserem oder geringerem Umfang stellen zuerst auch die Anlagen der Gefässe dar, z. B. findet sich bei Paludina ein weiterer Sinus unter dem Darm (Fig. 628 *B*, *us* pag. 1064). Durch allmähliche Verengerung dieser von einer Schicht flacher Zellen umgebenen Räume und Verbindung derselben mit den offenen Enden des Herzschlauches entsteht am Ende der Herzkammer die Aorta und am Vorhof die Kiemenvene. In entsprechender Weise nehmen die übrigen Gefässe ihre Entstehung.

Die Bildung des Herzens verläuft bei den Gastropoden in minder ursprünglicher Weise, als wir sie von den Lamellibranchiaten (pag. 970) geschildert haben. Dies wird nicht überraschen, da die Circulations- und Respirationsorgane der Gastropoden infolge der asymmetrischen Gestaltung des Körpers eingreifende Veränderungen erlitten, doch deutet das Vorhandensein zweier Vorhöfe, sowie die Durchbohrung der Herzkammer durch den Darmkanal bei einer Anzahl von Prosobranchiern (Diotocardiern) auf ähnliche Verhältnisse wie bei den Muscheln hin. Man möchte glauben, dass sie auch ontogenetisch auf ähnliche Weise zu Stande kommen und dann die Stelle, wo die Bildung des Herzens am Pericardium erfolgt, für die Grenze beider Pericardien halten, doch erinnert sie auch an die Entstehung der Vorhöfe durch Einschnürung, wie sie für die Lamellibranchiaten beschrieben wurde, so dass sich nach den bisher vorliegenden Angaben ein definitives Urtheil nicht aussprechen lässt.

Es ist von Interesse, dass bei Dentalium zeitlebens ein ähnlicher Zustand bestehen soll, wie ihn das Herz der Gastropoden zur Zeit der Einfaltung des Pericardiums darstellt. Nach Plate (Solenoconch. Litt. No. 3) repräsentirt nämlich das Herz von Dentalium eine sackförmige Einstülpung des Pericardiums, und auch die Blutbahnen befinden sich in einem ähnlichen Zustand wie bei den Embryonen der Gastropoden, indem sie blosse Spalträume des Mesoderms zwischen den übrigen Organen darstellen. Freilich macht das von Plate als Pericardium und Herz angesprochene Gebilde einen recht rudimentären Eindruck, und die Nephridien stehen nicht mit dem Herzbeutel in Verbindung. Bekanntlich ist Dentalium als eine schon höher differenzirte Form aufzufassen. Immerhin wäre es möglich, dass in dieser Beziehung noch ein ursprünglicher Charakter vorläge. Es scheint fast, als ob unter den Amphineuren die Solenogastren noch ähnliche ursprüngliche Verhältnisse aufweisen, während bei den Chitoniden das Circulationssystem schon weit höher organisirt ist und ein vom Pericardium völlig umschlossenes Herz mit zwei Vorhöfen, sowie ab- und zuführenden Gefässen aufweist.

Die verschiedenartige Lagerung, welche das Herz in verschiedenen Abtheilungen der Gastropoden zeigt, und welche bekanntlich grosse

systematische Bedeutung gewonnen hat, hängt mit den schon früher wiederholt betrachteten Verschiebungen der einzelnen Körperregionen zusammen (pag. 1022). Ein Vorhof ging dabei fast immer verloren, wie wir sahen. Wird der Pallealcomplex nur an die Seite verlagert, so liegt die Kieme hinter dem Herzen, der Vorhof hinter der Kammer (so besonders bei den Opisthobranchiern); rückt der Pallealcomplex bis nach vorn, so wird die Kieme vor dem Herzen und der Vorhof vor der Kammer gefunden (Prosobranchier).

Anderweitige Darstellungen der Entstehung von Pericardium, Niere und Herz.[1] Die Bildung des Pericardiums wurde hier so geschildert, als ob es dem gesammten Cölom entspräche, doch können v. Erlanger's Angaben über Paludina und Bythinia auch derart gedeutet werden, dass nur ein Theil des ursprünglichen Cöloms als Pericardium persistirt, das übrige aber einer Auflösung verfällt, wie wir sie ähnlich bei Bildung der definitiven Leibeshöhle der Arthropoden vor sich gehen sahen. Auch Salensky spricht noch in etwas späteren Stadien der Embryonen des Vermetus von einem somatischen und splanchnischen Blatt, welche dem Ectoderm und Entoderm anliegen und einen immerhin umfangreichen Raum als (vergängliche) secundäre Leibeshöhle einschliessen. Die beiden Schichten des mittleren Keimblattes sind aber bei den Mollusken so wenig distinkt, dass man unseres Erachtens kaum mit einiger Sicherheit davon sprechen kann, sondern sich, soweit nicht genauere Angaben bekannt werden, an das wirklich fest umgrenzte Pericardium halten muss. Dieses betrachtet auch Salensky als Cölom und lässt in ähnlicher Weise, wie oben geschildert wurde, von ihm aus das Herz entstehen. Damit sind ausserdem die früheren Befunde von Ganin (No. 35), Bütschli (No. 18), sowie besonders P. Sarasin (No. 101) und Schalfeew (No. 106) zu vereinigen, welche zum Theil an Prosobranchiern, zum Theil an Pulmonaten gewonnen wurden.

Für die Entstehung des Herzens ist es leichter, eine Uebereinstimmung der früheren mit den neueren Untersuchungen herbeizuführen, als sich dies bezüglich des Ursprungs der Niere erreichen lässt. Zwar hat man dieselbe auch schon früher durch Abschnürung vom Pericardium (Schalfeew) oder doch in dessen nächster Nähe (Salensky) aus dem Mesoderm entstehen lassen, indem man dabei ihren Ausführungsgang von einer (ectodermalen) Einstülpung der Mantelhöhle herleitete, aber die grössere Mehrzahl der Autoren führt die ganze Niere auf eine Ectodermeinstülpung zurück. Nach dem, was wir früher (pag. 967 und 197) vom Bildungsmodus der Nephridien bei den Lamellibranchiaten und Anneliden kennen lernten, kann es nicht zweifelhaft sein, dass der erstere Bildungsmodus die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat.

H. Die Genitalorgane.

Die Entwicklung der Genitalorgane ist am genauesten von einem Prosobranchier, Paludina, d. h. also einer getrennt geschlechtlichen Schnecke, durch v. Erlanger's Arbeit bekannt geworden. Hier

[1] Die Litteratur über die Bildung der mesodermalen Organe ist, wie die der Gastropodenentwicklung überhaupt, reich an widersprechenden Angaben. Soweit dieselben durch die neueren Untersuchungen als überwunden zu betrachten sind, gehen wir nicht auf sie ein, und vermögen auch nicht alle damit übereinstimmenden Daten zu berücksichtigen. Eine Zusammenstellung findet sich übrigens in v. Erlanger's Arbeiten (No. 27 und 28).

liegen die Verhältnisse jedenfalls weit klarer als bei den schon wiederholt studirten und doch bei Weitem nicht mit genügender Sicherheit bekannten hermaphroditischen Genitalorganen der Pulmonaten, weshalb wir uns zunächst wieder an Paludina halten. Die erste Anlage tritt hier schon in einem Stadium auf, in welchem das Velum noch vorhanden und die Urniere im Zustand ihrer höchsten Entwicklung ist also etwa im Stadium der Fig. 639. Der männliche und weibliche Apparat sind in ihrer Anlage ganz übereinstimmend.

Die Keimdrüse entsteht als rundliche Ausbuchtung des Pericardialsackes in der Nähe der ursprünglichen linken Nierenanlage (Fig. 641 *g*), welche letztere, wie erwähnt, zur Rückbildung gelangt. Die Aussackung schnürt sich dann vom Pericardialsack als rundliches Bläschen ab, welchem sich der jetzt ebenfalls zur Anlage gekommene Geschlechtsausführungsgang *(ag)* nähert. Letzterer entsteht als

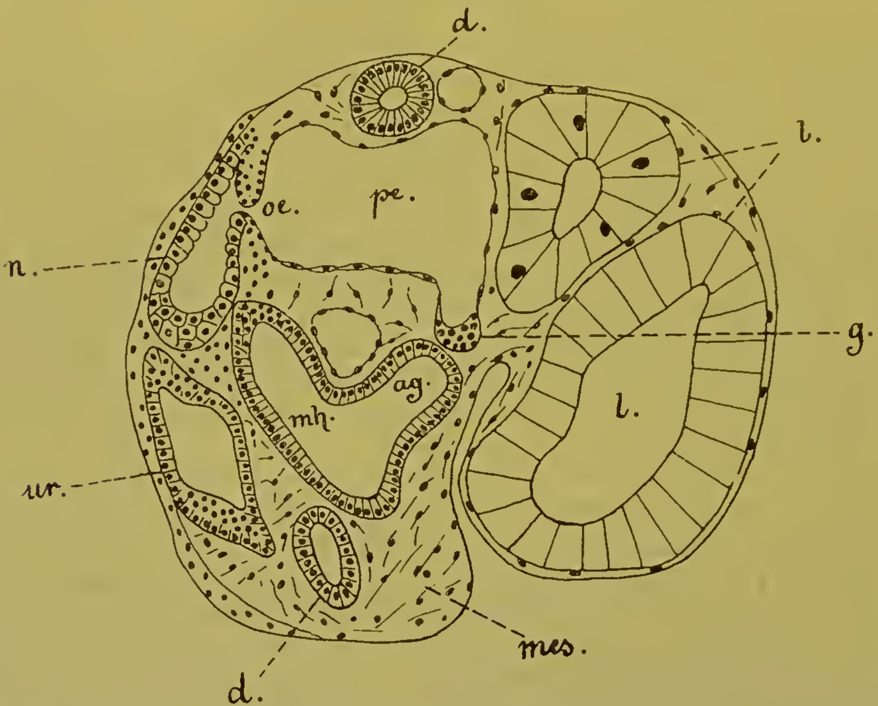


Fig. 641. Querschnitt durch das Hinterende eines Embryos von Paludina vivipara im Stadium der Fig. 639 (nach v. Erlanger).
ag Genitalausführungsgang, *d* Darmcanal, *g* Anlage der Genitaldrüse, *l* Leber, *mes* Mesodermgewebe, *mh* Mantelhöhle, *n* Niere, *oe* deren Oeffnung in das Pericardium, *pe* Pericardium, *ur* Ureter.

Ectodermeinstülpung von der Mantelhöhle aus, und zwar ist es nach v. Erlanger sehr wahrscheinlich, dass der rudimentäre Ausführungsgang der (ursprünglich) linken Niere direct zum Genitalgang wird. Er wächst weiter aus (642 *ag*) und vereinigt sich mit der bläschenförmigen Anlage der Keimdrüse (Fig. 640 *g* und *ga*). Geschlechtsdrüse und Ausführungsgang verlängern sich nunmehr bedeutend, und fangen an, sich zu winden, noch aber ist ein Geschlechtsunterschied in ihnen nicht zu bemerken. Dieser macht sich früher am männlichen als am weiblichen Apparat geltend.

Der männliche Genitalapparat von Paludina setzt sich aus der schon geschilderten Keimdrüse, welche zum Hoden wird, dem

ebenfalls zum Theil schon besprochenen Ausführungsgang und einem weit längeren Abschnitt des Vas deferens zusammen, welcher zum Penis hinleitet und eine etwas abweichende Entwicklung zeigt. Dieser Theil des Vas deferens entsteht in Form einer Rinne am Boden der Mantelhöhle, in welche jener früher gebildete (primäre) Ausführungsgang mündet. Die Rinne schliesst sich und wird so zu einem Rohr, welches sich bis zu dem den Penis liefernden rechten Tentakel verlängert.

Bei anderen Prosobranchiern bleibt diese Samenrinne zeitlebens als solche erhalten und setzt sich von der in der Mantelhöhle gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung bis an die Spitze des Penis fort. Wir sehen also hier in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des secundären Ureters der Pulmonaten bleibende Zustände als auf einander folgende Stadien der Ontogenie auftreten.

Der weibliche Genitalapparat von Paludina kommt nicht so früh wie der männliche zur Ausbildung. Während dieser sich am Ende der Embryonalzeit der Hauptsache nach erkennen lässt, ist dies beim weiblichen Apparat erst mehrere Wochen nach der Geburt möglich. Dann tritt nämlich ziemlich dicht an der Stelle, wo sich der ectodermale Ausführungsgang mit der röhrenförmigen Keimdrüse vereinigt, an ihm die Anlage der Eiweissdrüse in Form von 8—12 schlauchförmigen Ausstülpungen auf. Das Ovarium ist zur Zeit noch nicht differenzirt, sondern stellt noch eine von einem gleichartigen Epithel gebildete Röhre dar. Das kurze Rohr, welches vom Ovarium bis zur Eiweissdrüse reicht, soll noch von der mesodermalen Anlage herrühren, ebenso wie auch am männlichen Apparat ein kurzes vom Hoden bis zum Anfang des sog. primären (ectodermalen) Ausführungsgangs reichendes Stück mesodermalen Ursprungs ist. Dem primären Ausführungsgang des Männchens entspricht der gesammte übrige Leitungsapparat des Weibchens, welcher sich in die Mantelhöhle öffnet, wie der primäre Ausführungsgang des Männchens. Ein dem secundären Leitungsapparat des Männchens entsprechender Theil ist beim Weibchen nicht vorhanden. Mit Ausnahme dieser letzteren Parthie zeigen männlicher und weiblicher Apparat also eine grosse Uebereinstimmung ihrer Entwicklung und anscheinend völlige Homologie ihrer Hauptparthien (v. Erlanger).

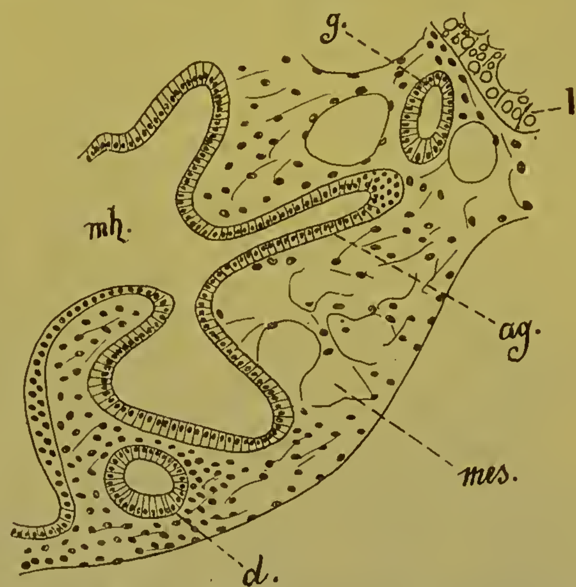


Fig. 642. Theil eines Sagittalschnittes durch einen Embryo von Paludina vivipara in einem wenig jüngeren Stadium als Fig. 640 (nach v. Erlanger).

ag Ausführungsgang, *d* Darmkanal, *g* Anlage der Genitaldrüse, *l* Leber, *mes* Mesodermgewebe, *mh* Mantelhöhle.

Die Beziehung der Keimdrüsen zum Pericardium, welche man bei den Lamellibranchiaten vermuthen durfte (pag. 975), werden bei den Gastropoden durch die Erlanger'sche Untersuchung zur Gewissheit er-

hoben. Die Geschlechtsdrüsen entstehen als Wucherungen der Pericardialwand, zeigen also zu dieser dasselbe Verhältniss wie die Geschlechtsprodukte der Anneliden zum Peritonealepithel (vgl. pag. 197). Damit ist ein weiterer Anhalt für die Cölomnatur des Pericardialsackes gewonnen. Wie bei den niederen Formen die Nephridien die Ausleitung der Geschlechtsprodukte übernehmen, so scheint es, als wenn bei den Gastropoden das eine nicht mehr als Niere funktionirende Nephridium zum Geschlechtsausführungsgang werden könnte. Da bei einigen Mollusken (Solenogastren) die Nephridien noch jetzt die Leitung der Genitalprodukte besorgen, und da sich bei anderen, sogar bei den Prosobranchiern selbst (Haliotis, Patella etc.) die Nephridien zum Theil in den Dienst der Genitalorgane stellen, so wird eine derartige Verwendung des Nierenausführungsganges nicht überraschen.

Die hermaphroditischen Genitalorgane der Pulmonaten sind wiederholt Gegenstand eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen (Eisig No. 26, Rouzaud No. 94, Brock No. 16, Simroth No. 119, Klotz No. 54), ohne dass diese bisher zu einem befriedigenden Resultat über ihre Entstehung geführt hätten. Es liegen hier sehr complicirte und schwer zu erkennende Verhältnisse vor. Der wichtigste Punkt würde sein, die mehrfachen Ausführungsgänge der hermaphroditischen Formen zu dem einfachen Leitungsapparat der getrennt geschlechtlichen Schnecken in Beziehung zu setzen und sie eventuell auf diesen zurückzuführen. Wir wollen damit nicht von vornherein aussprechen, dass die Trennung der Geschlechter das ursprüngliche Verhalten darstellt, immerhin aber hat dies ziemlich viel Wahrscheinlichkeit für sich, da die älteren Gastropoden (die Diotocardier) getrennt geschlechtlich, die abgeleitetsten Formen (Pteropoden, Pulmonaten) hermaphroditisch sind. Da es nun nicht möglich ist, aus den vorliegenden Angaben über die Entwicklung der hermaphroditischen Genitalorgane ein klares Bild zu gewinnen, so liegt es nahe, sie in dem Lichte der genauer bekannten Entwicklung der getrennt geschlechtlichen Prosobranchier zu betrachten.

Schon die Frage hat den Autoren Schwierigkeit bereitet, ob der Genitalapparat aus einer gemeinsamen, oder aus zwei, bezw. drei getrennten Anlagen hervorgeht. So ist der ganze Apparat, die Keimdrüse eingeschlossen, aus einer einzigen sich später streckenden und differenzirenden Ectodermverdickung hergeleitet worden (Rouzaud). Diese Auffassung ist gewiss insofern von vornherein auszuschliessen, als die Zwitterdrüse jedenfalls vom Mesoderm geliefert wird. Bezüglich der ectodermalen Theile kann die Anlage aber gewiss eine zweifache sein, je nachdem das Copulationsorgan von der weiblichen Geschlechtsöffnung getrennt liegt oder mit ihr in einem gemeinsamen Atrium vereinigt ist. Im ersteren Falle würde der Geschlechtsapparat wie bei den Prosobranchiern (Paludina) aus drei Theilen, nämlich der mesodermalen Keimdrüse, dem primären und dem secundären Ausführungsgang nebst Penis sich zusammensetzen. Derartig liegen offenbar die Verhältnisse bei Limnäus, wie aus den Beobachtungen von Eisig und Klotz geschlossen werden darf.

Der Geschlechtsapparat von Limnäus wird bereits vor dem Ausschlüpfen der jungen Schnecke angelegt. Zuerst entsteht der Penis als Ectodermeinstülpung an der Basis des rechten Fühlers. Unabhängig davon tritt der Ovoseminalduct als ein strangförmiges Gebilde auf. Ob dasselbe mesodermaler Natur ist, wie man verschiedentlich angenommen hat, scheint zweifelhaft. Wir möchten es eher für ectodermal halten,

für welche Auffassung sich übrigens ebenfalls Anhaltspunkte in der Litteratur finden lassen. Dieser Strang ist von besonderer Wichtigkeit, weil er sich später in zwei Gänge spaltet, von denen der eine die Uterusanlage, der andere den als Prostata bezeichneten Theil des Vas deferens darstellt (Fig. 643 *ut* und *vd*). Die Zwitterdrüse entsteht unabhängig von diesem Strang aus dem Mesoderm. Ein kurzer Fortsatz der mesodermalen Anlage liefert den proximalen Theil des Zwitterganges, während der distale Theil durch Auswachsen des Ovoseminalducts entstand (Fig. 643 *zg*, Brock, Klotz). Von der Uterusanlage spaltet sich später in ähnlicher Weise wie vorher der Prostatatheil des Vas deferens, das Receptaculum seminis ab. Diese Abspaltungen geschehen durch Einwachsen von Längsfalten in den gemeinsamen Canal, der durch Aushöhlen jenes Stranges entstand. In Form einer Anzahl schlauchförmiger Ausstülpungen bildet sich in der Nähe des proximalen Endes des Uterus die Eiweissdrüse (Fig. 643 *alb*).

Die Entstehung des männlichen und weiblichen Ganges durch Spaltung einer gemeinsamen Anlage lässt sich mit ziemlicher Sicherheit für die verschiedenen zur Beobachtung gelangten hermaphroditischen Schnecken feststellen. Wenn man dazu in Betracht zieht, dass bei den Opisthobranchiern die Ausleitung von beiderlei Geschlechtsprodukten noch in einem gemeinsamen Gang stattfindet (Fig. 644 *B*) und dass auch bei den Pulmonaten eine grössere oder kleinere Strecke weit die Leitung in demselben Gang geschieht, worauf erst die Trennung in einen männlichen und weiblichen Gang erfolgt (Fig. 644 *C*), so möchte man mit Sicherheit annehmen, dass diese beiden Gänge auch phylogenetisch durch Spaltung eines Ganges entstanden sind, dass also die Opisthobranchier das ursprünglichere Verhalten darbieten. Geht man dann noch einen Schritt weiter zurück, so möchte man den gemeinsamen Ausführungsgang der Hermaphroditen auf den Leitungsapparat der getrennt geschlechtlichen Formen zurückführen. Das setzt natürlich voraus, dass man die Trennung der Geschlechter für den ursprünglicheren und den Hermaphroditismus für den abgeleiteten Zustand ansieht. Da auch bei getrennt geschlechtlichen Thieren in den Keimdrüsen des einen Geschlechts vielfach Keimprodukte angetroffen worden sind, welche eigentlich nur dem anderen Geschlecht angehören, und da auch in anderen Abtheilungen des Thierreiches, in denen die Trennung der Geschlechter die Regel bildet, einzelne höher differenzirte Formen Hermaphroditen werden, so ist eine solche Annahme nicht unstatthaft.

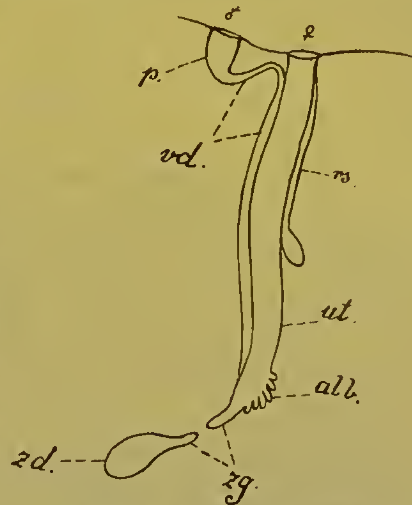


Fig. 643. Schematische Darstellung eines späteren Stadiums aus der Entwicklung der Genitalorgane einer Lungenschnecke.
alb Eiweissdrüse, *p* Penis, *rs* Receptaculum seminis, *ut* Uterus, *vd* Vas deferens, *zd* Zwitterdrüse, *zg* Zwittergang, ♂ und ♀ männliche und weibliche Geschlechtsöffnung.

Es fragt sich jetzt, wie bei den Formen, deren Penis getrennt von der Geschlechtsöffnung entsteht, die Verbindung hergestellt wird. Bei den Opisthobranchiern läuft von der Oeffnung des gemeinsamen Ganges eine Samenrinne bis zu dem ebenfalls am rechten Tentakel be-

findlichen Penis (Fig. 644 *B*). Wenn eine Spaltung des gemeinsamen Ganges in einen weiblichen und männlichen Theil eintritt, wird die Rinne von der Oeffnung des letzteren ausgehen oder es kann wohl auch vorher schon der Schluss der Rinne und ihre Loslösung vom Ectoderm zur Bildung des dem Penis näherliegenden Theiles des Vas deferens, ähnlich der Bildung des secundären Samenleiters der Prosobranchier erfolgt sein (Fig. 644 *C*). Jedenfalls ist es wahrscheinlich, dass ontogenetisch die Bildung derartig vor sich geht, wenn dies auch bisher nicht festgestellt werden konnte.

Wir haben in den Figuren 644 *A*—*E* ein Bild davon zu entwerfen gesucht, wie dieser Vorgang sich vollzogen haben könnte. Die Modificationen durch früheren Schluss der Rinne bei späterer Abtrennung des männlichen Ganges und der in der Ontogenie stattfindenden Einsenkung der Penisanlage (*D*) ergeben sich von selbst.

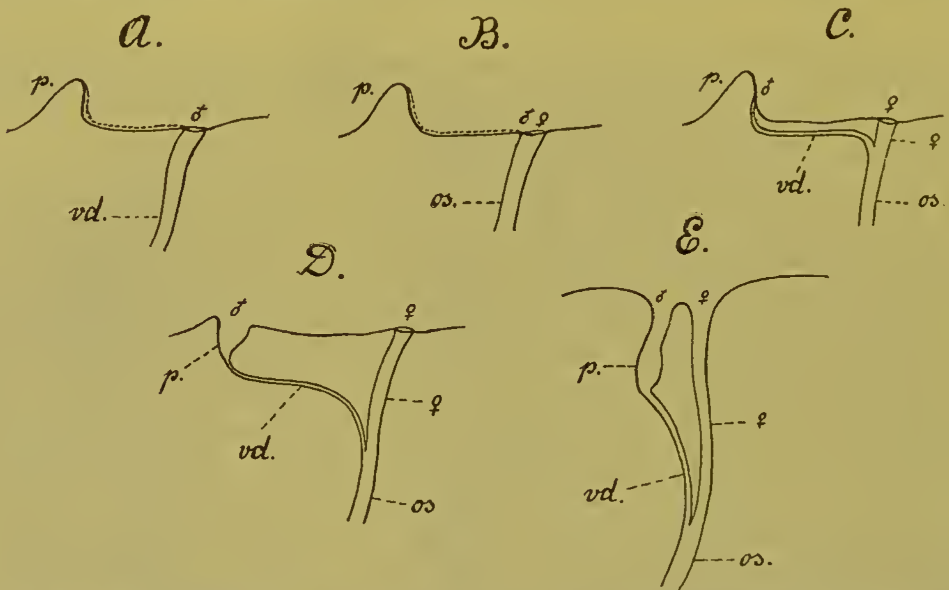


Fig. 644. *A*—*E* schematische Darstellung der Ausmündung des Genitalapparats in verschiedenen Entwicklungsstadien. *A* von einer getrennt geschlechtlichen, *B*—*E* von hermaphroditischen Schnecken.

os Ovoseminalgang, *p* Penis, *vd* Vas deferens, ♂ und ♀ männliche und weibliche Geschlechtsöffnung, bezw. der entsprechende Endtheil des Ausführungsganges.

Findet endlich ein Heranrücken des Penis an die weibliche Geschlechtsöffnung und die Vereinigung in ein gemeinsames Atrium statt, wie es bei den Stylommatophoren der Fall ist (Fig. 644 *E*), so kann die Anlage der ectodermalen Theile wohl eine gemeinsame werden, woraus sich auch die derart lautenden Angaben erklären lassen. Dann hat man nur noch zwischen der mesodermalen Anlage der Zwitterdrüse (bezw. des Zwitterganges) und der ectodermalen Anlage des primären und secundären Leitungs- bezw. Begattungsapparates zu unterscheiden.

Auf die Deutung der letzteren, übrigens weniger wichtigen Verhältnisse kann hier nicht näher eingegangen werden, da der Boden der Thatsachen durch die vorliegenden Untersuchungen noch weniger fundirt ist. Uebersichtliche Zusammenfassungen und kritische Darstellungen der betreffenden Entwicklungsvorgänge sind von Rouzaud, Brock, Semper (No. 117), Schiemenz (No. 107) und Klotz gegeben worden.

Litteratur.

1. Alder, J. und Hancock, A. *Observations on the structure and development of Nudibranchiate Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 12. 1843.*

2. Alder, J. und Hancock, A. *On a proposed new order of Gastropodous Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. 2 ser. Vol. 1. 1848.*

3. Barrois, Th. *Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Lille 1885. (Compt. rend. T. 100.)*

4. Behme, Th. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturg. 55. Jahrg. 1889.*

5. Bergh, R. *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Onchidien. Morphol. Jahrbuch. 10. Bd. 1885.*

6. Bernard, F. *Recherches sur les organes palléaux des Gastropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. (7) Zool. T. 9. 1890.*

7. Blochmann, F. *Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.*

8. Blochmann, F. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.*

9. Boas, J. E. V. *Spolia Atlantica, Bidrag till Pteropodernes Morfologi och Systematik etc. Videnskap. Selsk. Skr. Kjöbenhavn 6. Række. 1886. Auszug von* Kobelt *in Nachrichtsblatt Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 19. Jahrg. 1887.*

10. Boas, J. E. V. *Zur Systematik und Biologie der Pteropoden. Spengel's Zool. Jahrb. 1. Bd. 1886. (Enthält Bruchstücke des vorigen.)*

11. Bobretzky, N. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. 13. Bd. 1877.*

12. Boutan, L. *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. III Suppl. 1885.*

13. Bouvier, M. E. L. *Système nerveux, Morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. (7) Zool. T. 3. 1887.*

14. Braun, M. *1) Ueber den Harnleiter bei Helix. 2) Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei Helix pomatia. Nachrichtenblatt Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 20. Jahrg. 1888.*

15. Braun, M. *Bericht über parasitische Schnecken. Centr.-Blatt f. Bacteriol. und Parasitenkunde. 5. Bd. 1889.*

16. Brock, J. *Die Entwicklung des Geschlechtsapparats der stylommatophoren Pulmonaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

17. Brooks, W. K. *Preliminary observations upon the development of the marine Prosobranchiate Gastropods. Chesapeake Zool. Laboratory. Johns Hopk. Univ. Scient. Results. 1878.*

18. Bütschli, O. *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*

19. Bütschli, O. *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. 12. Bd. 1887.*

20. Carpenter, W. *On the development of Purpura. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. 20. 1857.*

21. Carrière, J. *Die Fussdrüsen der Prosobranchier etc. Arch. f. mikr. Anat. 21. Bd. 1882.*

22. Carrière, J. *Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig. 1885.*

23. Claparède, E. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. Müllers Archiv f. Anat. Phys. 1857.*

24. Conklin, E. G. *Note on the embryology of Crepidula fornicata and of Urosalpinx cinerea. Johns Hopk. Univ. Circ. Vol. X. No. 88. 1891.*

25. Conklin, E. S. *The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata. Zool. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.*

26. Eisig, H. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnäus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 19. Bd. 1869.*

27. Erlanger, R. v. *Zur Entwicklung der Paludina vivipara. I. und II. Theil. Morphologisches Jahrbuch. 17. Bd. 1891.*

28. **Erlanger, R. v.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. Erster Theil. Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata. Mitth. Zool. Station Neapel. 10. Bd. 1892.*

29. **Erlanger, R. v.** *On the paired Nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining Nephridium etc. Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. 33. 1892.*

30. **Fischer, M. H.** *Sur le développement du foie chez les Nudibranches. Comptes rendus Ac. Paris. T. 112. 1891.*

31. **Fol, H.** *Études sur le développement des Mollusques. Hétéropodes. Arch. Zool. exp. gén. T. V. 1876.*

32. **Fol, H.** *Sur le développement des Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén. T. IV. 1875.*

33. **Fol, H.** *Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. exp. gén. T. VIII. 1880.*

34. **Fraisse, P.** *Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

35. **Ganin, M.** *Zur Lehre von den Keimblättern bei den Weichthieren. (Russisch.) Warschauer Universitätsberichte 1873 No. 1. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

36. **Gegenbaur, C.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

37. **Gegenbaur, C.** *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig. 1855.*

38. **Grobben, C.** *Zur Morphologie des Fusses der Heteropoden. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 7. Bd. 1888.*

39. **Grobben, C.** *Zur Morphologie des Pteropodenkörpers. Arb. aus dem Zool. Inst. Univ. Wien. 8. Bd. 1889.*

40. **Haddon, A. C.** *Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 22. 1882.*

41. **Haddon, A. C.** *Section of velum and foot of veliger larva of Purpura. Ann. Mag. Nat Hist. 5 ser. Vol. 12. 1883.*

42. **Henchman, Annie, P.** *The origin and development of the central nervous system of Limax maximus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XX. 1890.*

43. **Hilger, C.** *Beiträge zur Kenntniss des Gastropodenauges. Morphol. Jahrb. 10. Bd. 1885.*

44. **Jhering, H. von.** *Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschr. 9. Bd. 1875.*

45. **Jhering, H. von.** *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1877.*

46. **Jhering, H. von.** *Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

47. **Jhering, H. von.** *Die Stellung der Pteropoden. Nachrichtsblatt der Deutsch. Malakozool. Gesellsch. 20. Jahrg. Frankfurt. 1888.*

48. **Jhering, H. von.** *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. Sc. de la France et de la Belgique. T. XXIII. 1891.*

49. **Jourdain, M. S.** *Sur le développement du tube digestif des Limaciens. Comptes rendus Paris. T. 98. 1884.*

50. **Jourdain, S.** *Sur les organes segmentaires et le podocyste des embryons des Limaciens. Compt. rend. Acad. Paris. T. 98. 1884.*

51. **Joyeux-Laffuie, J.** *Organisation et développement de l'Oncidie. (Oncidium celticum.) Arch. Zool. exp. gén. T. X. 1882.*

52. **Keferstein, W.** *Die kopftragenden Weichthiere in Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig und Heidelberg. 1862—66.*

53. **Keferstein, W.** *und* **Ehlers, E.** *Beobachtungen über die Entwicklung von Aeolis peregrina. Zoologische Beiträge. Leipzig. 1861.*

54. **Klotz, J.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparats von Lymnäus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 23. Bd. 1889.*

55. **Knipowitsch, N.** *Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralblatt. 11. Bd. 1891.*

56. **Koken, E.** *Ueber die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias. Neues Jahrbuch f. Min. Geol. und Paläont. Beilageband VI. 1889.*

57. **Koren** *und* **Danielssen.** *On the development of the Pectinibranchiata. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. 19. London. 1857.*

58a. **Krohn, A.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Heteropoden und Pteropoden. Leipzig. 1860.*

58b. **Krohn, A.** *Ueber die Schale u. Larven des Gasteropteron. Meck. Arch. f. Naturgesch. 26. Jahrg. 1860.*

59. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Mémoire sur l'anatomie et l'embryogénie des Vermets. Ann. sc. nat. 4e sér. Zool. T. XIII. 1860.*

60. **Lacaze-Duthiers, H.** *et* **Prouvot, G.** *Sur un œil anale larvaire des Gastéropodes opishobranches. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 105. 1887.*

61. **Lang, A.** *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden Vierteljahrsschrift Naturforsch. Gesellsch. Zürich. 36. Jahrg. 1891.*

62. **Langerhans. P.** *Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchiata. Zeitschr. f. wiss. Zool. 23. Bd. 1873.*

63. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Pond-Snail (Limnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 14. 1874.*

64. **Lankester, E. Ray.** *On the coincidence of the blastopore and anus in Paludina vivipara. Quart-Journ. Micr. Sc. Vol. XVI. 1876.*

65. **Lankester, E. Ray.** *On the originally bilateral Charakter of the renal organs of Prosobranchs etc. Ann. Mag. Nat. Hist. 5. ser. vol. VII. 1881.*

66. **Lehmann, R.** *Anatomie von Amphibola nux Avellana. Malakozoologische Blätter. 13. Bd. Cassel. 1866.*

67. **Leuckart, R.** *Der Bau der Heteropoden. Zool. Untersuchungen. 3. Heft. Giessen. 1854.*

68. **Leydig, F.** *Ueber Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 2. Bd. 1850.*

69. **Lovén, S.** *Bidrag till kännedomen af Molluskernas utveckling. Kongl. Veterskaps Academiens Handlingar för 1839. Stockholm. 1841.*

70. **Mc Murrich, J. P.** *A contribution to the embryology of the Prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1887.*

71. **Mc Murrich, J. P.** *On the existence of a postoral band of cilia in Gastropod Veligers. Ann. Magaz. Nat. Hist. 5. ser. Vol. 16. 1885.*

72. **Manfredi, L.** *Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti della R. Accad. Scienze Fisich. Matemat. Vol. IX. Napoli. 1882.*

73. **Mark, E. L.** *Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. VI, P. 2. Cambridge. 1881.*

74. **Mazzarelli, G.** *Intorno al preteso occhio anale delle larve degli Opistobranchi. Rendiconti della R. Accad. Lincei. Class. Sc. Fis. Mat. Nat. ser. 5a vol. I, fasc. 3. 1892.*

75. **Meuron, P. de.** *Sur les organes rénaux des embryons d'Helix. Compt. rend. Acad. Paris. T. 98. 1884.*

76. **Müller, Joh.** *Ueber Synapta digitata und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin. 1852.*

77. **Müller, Joh.** *Ueber die Entwicklungsformen einiger niederer Seethiere. Berichte Akad. Wiss. Berlin. 1852.*

78. **Müller, Joh.** *Bemerkungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Ber. Akad. Wiss. Berlin. 1857.*

79. **Müller, Joh.** *Bemerkungen aus der Entwicklungsgeschichte der Pteropoden. Monatsberichte k. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahr 1857. (1858.)*

80. **Nordmann, A. v.** *Essai d'une Monographie du Tergipes Edwardsii. Ann. sc. nat. 3 sér. T. V. 1846.*

81. **Osborn, H. L.** *Development of the Gill in Fasciolaria. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. Vol. III. 1884—87.*

82. **Patten, W.** *Artificial fecundation in the Mollusca. Zool. Anzeiger. 8. Jahrg. 1885.*

83. **Patten, W.** *The embryology of Patella. Arb. Zool. Institut Univ. Wien. 6. Bd. 1886.*

84. **Pelseneer, P.** *Sur le pied et la position systématique des Ptéropodes. Ann. Soc. Roy. Malacologique Belgique. T. 23. 1888.*

85. **Pelseneer, P.** *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes. Ann. Soc. belg. microscop. (Mém.) t. XVI. Bruxelles. 1891.*

86. **Pelseneer, P.** *Sur la dextrosité de certains Gastropodes dits „sénestres". Compt. Acad. Paris. T. 112. 1891. (pag. 1015.)*

87. **Perrier, R.** *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Sc. Nat. 7e sér. Zool. T. VIII. 1889.*

88. **Pfeiffer, C.** *Systematische Anordnung und Beschreibung deutscher Land- und Süsswasserschnecken. Cassel 1821.*

89. **Plate, L.** *Studien über opisthopneume Lungenschnecken I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher 4. Bd. Anatom. Abth. 1891.*

90. **Rabl, C.** *Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten. Jen. Zeitschr. 9. Bd. 1875.*

91*a*. **Rabl, C.** *Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch 5. Bd. 1879.*

91*b*. **Rabl, C.** *Ueber den „pedicle of invagisation" u. das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrb. 6. Bd. 1880.*

92. **Rabl, C.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. der k. Akad. Wiss. Wien. 87. Bd. III. Abth. 1883.*

93. **Rho, F.** *Studii sullo sviluppo della Chromodoris elegans. Atti R. Accademia d. Sc. Fisiche, Mat., Ser. 2. Vol. 1. Napoli 1888.*

94. **Rouzaud, H.** *Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Travaux Lab. Zool. Faculté sc. Montpellier 1885.*

95. **Rössler, R.** *Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.*

96. **Rücker, A.** *Ueber die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. Oberhessisch. Gesellsch. für Natur und Heilkunde. Giessen 1883.*

97. **Ryder, J.** *Notes on the development of Ampullaria depressa. Americ. Nat. Vol. 23. 1889.*

98. **Salensky, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

99. **Salensky, M.** *Études sur le développement du Vermet. Arch. de Biologie. T. VI. 1885.*

100. **Salensky, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte von Vermetus. Biol. Centr.-Blatt 5. Bd. 1885—1886.*

101. **Sarasin, P.** *Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arbeit. Zool. Inst. Würzburg. 6. Bd. 1882.*

102. **Sarasin, P. u. F.** *Aus der Entwicklungsgeschichte der Helix Waltoni. Ergebn. Naturw. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. 2. Heft. Wiesbaden 1888. Auszug im Zool. Anzeiger 1887.*

103. **Sarasin, P. u. F.** *Ueber zwei parasitische Schnecken. Ergebn. nat. Forsch. auf Ceylon. 1. Bd. 1887.*

104. **Sars, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Zoophyten. Archiv f. Naturgesch. 3. Bd. 1837.*

105. **Sars, M.** *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken. Arch. f. Naturgesch. 6. Bd. 1840. (Späterer Zusatz über die Nudibranchier. Ebenda 11. Bd. 1845.)*

106. **Schalfeew, M.** *(Schimkewitsch.) Sur le développement du cœur des Mollusques pulmonés etc. Zoolog. Anzeiger 11. Jahrg. 1888.*

107. **Schiemenz, P.** *Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralblatt 7. Bd. 1887—88.*

108. **Schiemenz, P.** *Kritische Betrachtungen über die parasitischen Schnecken. Biol. Centr.-Blatt 9. Bd. 1889—90.*

109. **Schmidt, F.** *Die Entwicklung des Fusses der Succineen. Sitz.-Ber. Dorpater Naturf. Gesellsch. 8. Bd. 1889.*

110. **Schmidt, F.** *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten. I. Die Entwicklung des Nervensystems. Dorpat 1891.*

111. **Schmidt, O.** *Ueber die Entwicklung von Limax agrestis. Arch. f. Anat. und Phys. 1851.*

112. **Schneider, A.** *Ueber die Entwicklung der Phyllirhoe bucephalum. Arch. f. Anat. und Phys. 1858.*

113. **Schultze, Max.** *Ueber die Entwicklung des Tergipes lacinulatus. Arch. f. Naturg. 15. Jahrg. 1849.*

114. **Selenka, E.** *Entwicklung von Tergipes claviger. Niederländ. Archiv für Zoologie 1. Bd. 1871—73.*

115. Selenka, E. *Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Niederländ. Archiv für Zoologie 1. Bd. 1871—73.*

116. Semper, C. *Entwicklungsgeschichte der Ampullaria polita etc. Utrecht 1862.*

117. Semper, C. *Ueber Brocks Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems. Arb. Zool. Inst. Würzburg 8. Bd. 1887.*

118. Semper, K. *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig 1880.*

119. Simroth, H. *Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

120. Simroth, H. *Ueber das Vaginulidengenus Atopos. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

121. Souleyet, M. *Hétéropodes. Voyage autour du monde 1836—37 sur la Corvette La Bonite etc. T. II (mit Atlas in Folio). Paris 1852.*

122. Spengel, J. W. *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

123*a*. Stepanof, P. *Ueber Geschlechtsorgane und Entwicklung von Ancylus fluviatilis. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg 7e sér. T. X, No. 8. 1866.*

123*b*. Stuart, A. *Ueber die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. 15. Bd. 1865.*

124. Trinchese, S. *I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti della R. Accademia dei Lincei Ser. 3 Mem. Cl. Sc. Fisich. Mat. Nat. Vol. 7. Roma 1880.*

125. Trinchese, S. *Per la fauna marittima italiana. Aeolididae e familie affini. Att. R. Accad. dei Lincei. Ser. 3 Mem. Cl. Fisich. Mat. Nat. Vol. XI. Roma 1881.*

126. Trinchese, S. *Ricerche anatomiche ed embriologiche sulla Flabellina affinis. Mem. R. Accad. Sc. dell' Instituts di Bologna 4 ser. T. VIII. 1887.*

127. Vogt, C. *Recherches sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. sc. nat. 3e sér. Zool. T. VI. 1846.*

128. Vogt, C. u. Gegenbaur, C. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte eines Cephalophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*

129. Voigt, W. *Entocolax Ludwigii, ein neuer seltsamer Parasit aus einer Holothurie. Zeitschr. f. wiss. Zool. 47. Bd. 1888.*

130. Warneck, A. *Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gasteropoden. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou. T. 23. 1850.*

131. Wolfson, W. *Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis. Bull. de l'Académie des Sc. de St. Pétersbourg. T. XXVI. 1880.*

XXIX. Capitel.

CEPHALOPODEN.

Systematik: I. Tetrabranchiaten.

Mit 2 Paar Kiemen, 2 Paar Vorhöfen; mit äusserer gekammerter Schale, einer grösseren Anzahl Tentakeln in der Umgebung des Mundes. Trichter aus 2 Hälften bestehend; ohne Tintenbeutel.

1. **Nautiliden.**
2. **Ammoniten.**

II. Dibranchiaten.

Mit 1 Paar Kiemen, 1 Paar Vorhöfen, mit innerer Schale, deren Kammerung nur noch selten gut ausgeprägt (Spirula Belemniten), meist aber im Schwinden begriffen oder geschwunden ist. In der Umgebung des Mundes 8—10 Arme. Trichterhälften zu einer Röhre verwachsen; mit Tintenbeutel.

1. **Decapoden**, mit 10 Armen.
   - A. Spiruliden.
   - B. Belemnitiden.
   - C. Belemnoteuthiden.
   - D. Acanthoteuthiden.
   - E. Oigopsiden.
     Ommastrephes — Onychoteuthis — Loligopsis.
   - F. Myopsiden.
     Loligo — Sepiola — Rossia — Sepia.
2. **Octopoden**, mit 8 Armen.
   - A. Cirroteuthiden, mit Flossen.
   - B. Philonexiden.
     Tremoctopus — Philonexis — Argonauta.
   - C. Octopodiden.
     Octopus — Eledone.

---

1. Die Ablage und Beschaffenheit der Eier.

Die Eier der Cephalopoden werden vor und bei der Ablage mit besonderen schützenden Hüllen umgeben, welche bei den einzelnen Formen recht verschiedenartig gestaltet sind. Gewöhnlich wird eine grössere Anzahl von Eiern auf einen Fleck abgesetzt und bildet eine umfangreiche Laichmasse.

Bei Sepia sind die einzelnen Eier dieser Masse von einander getrennt. Jedes ist von einer plump spindelförmigen schwarzgefärbten Kapsel umgeben, welche von lederartiger Consistenz ist und an dem einen Ende in einen längeren Fortsatz ausläuft. Mittelst dieses Fortsatzes werden die Eier dicht neben einander an irgendwelche feste Gegenstände angeheftet. Diese Eikapseln erlangen etwa die Grösse einer Haselnuss. Auch bei den Gattungen Rossia und Sepiola[1]) werden die Eier gesondert abgelegt und an irgendwelche Gegenstände oder an einander befestigt, doch ist die Hülle weniger dick und ausserdem durchsichtig (Sepiola). Loligo hingegen legt ihre Eier in gallertigen Schläuchen ab, von denen jeder eine grössere Anzahl (bei Loligo vulgaris bis zu 80 und mehr) Eier enthält. Diese Schläuche werden mit dem einen Ende an feste Gegenstände angeheftet. Bei Loligo vulgaris kommt eine umfangreiche Laichmasse dadurch zu Stande, dass eine Menge solcher Schläuche mit dem Ende an einander befestigt werden. Radial von dem Befestigungspunkte ausstrahlend, bilden sie ein quastenförmiges Bündel. Die ganze grosse Laichquaste wird an Pflanzen, Holzstücke, Steine u. dergl. angeheftet.

Ebenfalls von einer gemeinsamen Gallertmasse umhüllt, aber nicht in gesonderte Schläuche getrennt sind die Eier eines von Grenacher an den Capverdischen Inseln aufgefischten und von Steenstrup den Teuthiden (also den Ommastrephes- ähnlichen Formen) zugerechneten Cephalopodenlaiches (No. 14). Dieser Laich stellt eine wurstförmige gallertige Masse von 75 cm Länge und 15 cm Dicke dar. Innerhalb der Gallerte sind die violett gefärbten kugligen Eier ziemlich regelmässig in Spiraltouren angeordnet. Die Zahl der Eier dieses Laiches geht in die Tausende. Jedes Ei ist wie bei Loligo von einer festen Hülle umgeben. Eine derartige Hülle, welche als Chorion zu bezeichnen ist (vgl. pag. 1098), umgibt auch die Eier der Octopoden

Bei Octopus und Argonauta läuft das Chorion der ovalen Eier in einen Stiel aus. Indem sich die Stiele einer grösseren Anzahl von Eiern mit einander verbinden, kommt es zu ganzen Eierbündeln, die sich wieder zu grösseren traubenförmigen Massen vereinigen (Argonauta). Auch bei Eledone vereinigen sich die vom Chorion der länglichen Eier ausgehenden Fäden zu einem stärkeren Strang, welcher dann seinerseits an der Unterlage festgekittet wird. (Joubin, No. 21). Nach unseren eigenen Wahrnehmungen werden die Eier von Eledone (wahrscheinlich E. moschata) paarweise oder in Gruppen von 2—4 Stück mit den Stielen an die Unterlage befestigt (No. 26). Dicht neben einander findet sich dann eine grosse Anzahl solcher Gruppen, so dass Laichmassen von 60 bis 70 Eiern zu Stande kommen. Die länglich ovalen Eier der betreffenden Eledone sind sehr gross und messen (mit der Hülle) 15 mm in der Länge, während die von Joubin beschriebenen nur etwa halb so lang sind.

[1]) Nach Steenstrup (No. 42) sind die von verschiedenen Forschern (P. van Beneden, Metschnikoff, Ussow) beschriebenen Entwicklungsgeschichten der Sepiola vielmehr auf eine Loligo-Art zu beziehen und herrschen auch sonst noch Unklarheiten, indem verschiedentlich die aufgefundenen und in ihrer Entwicklung verfolgten Laichmassen solchen Cephalopoden zugeschrieben wurden, denen sie gar nicht angehörten. So sollten Eiermassen von Loligo vulgaris, einem Myopsiden, dem Ommastrephes sagittatus zugeschrieben worden sein, einer Form, welche zur Gruppe der Oigopsiden gehört. Daraus ergab sich dann das falsche Resultat, dass weiter von einander entfernte Formen doch eine sehr übereinstimmende Entwicklung zeigten. Letzteres würde nach Steenstrup vielmehr dadurch zu erklären sein, dass sie alle der Gattung Loligo angehören, und die darauf gegründeten theoretischen Ausführungen wären somit hinfällig.

Bei Octopus verschlingen sich die Stiele der einzelnen Eier mit einander und hier resultiren dadurch ziemlich lange Eierstränge, an denen die Eier um eine centrale Axe dicht an einander gereiht erscheinen. Diese Schnüre werden an Felsen angeheftet, wo sie das Weibchen mit dem Körper überdeckt und jedenfalls durch dauernde Zuführung eines Wasserstroms die Entwicklung der Eier befördert (Schmidtlein)[1]). Noch mehr verbleiben die Eier von Argonauta unter der Obhut der Mutter, denn diese befestigt den Laich an der Innenseite der Schale und trägt ihn mit sich umher.

Die Kapseln bezw. die Gallertmassen, welche die Eier umgeben, und die Kittsubstanzen, mittelst deren sie festgeheftet sind, werden von besonderen, zu Drüsen differenzirten Theilen der Eileiterwand, sowie von den Nidamentaldrüsen ausgeschieden. Wo solche reiche Drüsenbildung am Genitalapparat unterbleibt, wie bei den Octopoden, sieht man die Eier nur von dem Chorion umschlossen. Dasselbe findet sich übrigens auch bei den von festen Kapseln oder Gallertmasse umgebenen Eiern. Am animalen Pol des Eies zeigt das Chorion eine Durchbohrung, die Mikropyle (Fig. 645 *m*).

Die Umstände, unter welchen bei den Cephalopoden die Begattung bezw. die Befruchtung der Eier erfolgt, sind so eigenthümlicher Natur, dass wir ihnen einige Worte widmen möchten. Bei den Octopoden geht die Befruchtung wahrscheinlich im Leitungsapparat vor sich. Mit Hilfe des Hectocotylusarmes werden die Spermatophoren in die Mantelhöhe bezw. in den Leitungsapparat gebracht. Bei Argonauta, Tremoctopus und Philonexis findet sich bekanntlich der abgelöste Hectocotylusarm des Männchens in der Mantelhöhle des Weibchens. Die Weibchen der beiden letztgenannten Formen besitzen Receptacula seminis in Form von Aussackungen des Eileiters, welche zur Aufnahme des Spermas dienen (Brock).

Aehnlich wie bei den Octopoden geht wohl auch bei den Oigopsiden die Befruchtung vor sieh, indem auch hier die Spermatophoren in die Mantelhöhle des Weibchens gebracht und unregelmässig an verschiedenen Stellen der Innenwand befestigt werden. Unter den Myopsiden besitzt (nach mündlicher Mittheilung F. C. v. Maehrenthal's) das Weibchen von Rossia ein zur Anheftung der Spermatophoren dienendes wohlbegrenztes Feld neben der Oviductmündung. Bei der nahe verwandten Sepiola ist (ebenfalls nach nicht publicirten Untersuchungen von Maehrenthal's) zur Aufnahme der Spermatophoren eine seitlich von der Oviductmündung gelegene taschenförmige Einsenkung der Haut bestimmt, welche bisher irrthümlicher Weise als Endtheil des Oviducts selbst angesehen wurde.

In höchst eigenthümlicher Weise verläuft die Begattung bei den übrigen Decapoden, indem bei ihnen die Spermatophoren nicht in die Mantelhöhle gebracht, sondern in der Nähe des Mundes an der äusseren Lippenhaut (Buccalmembran) des Weibchens befestigt werden. Hier finden sich nach Vialleton's Untersuchungen bei Sepia und Loligo (sowie bei Sepioteuthis und wohl auch bei den übrigen Gattungen [v. Maehrenthal]) drüsenähnliche Einstülpungnn der Haut, welche den aus den Spermatophoren austretenden Samen aufspeichern.

Offenbar erfolgt bei dem letzteren Verhalten die Befruchtung erst dann, wenn die Eier durch den Trichter ausgestossen und einige Zeit lang durch die Arme in der Nähe des Mundes festgehalten werden. Entweder ist die später lederartige Kapsel der Eier (von Sepia) zu dieser Zeit noch weich

[1]) Beobachtungen über die Trächtigkeit und Eiablage verschiedener Seethiere. Mittheil. Zool. Stat. Neapel 1. Bd. 1879.

und für die Spermatozoen durchdringbar (?), oder sie wird überhaupt erst nach Eindringen der Spermatozoen (in die Mikropyle des Chorions) gebildet, indem sich das noch flüssige Drüsensekret aus dem Trichter über die Eier ergiesst. Gleiches würde dann wohl auch für die Gallertmasse (bei Loligo) gelten. Es ist von Interesse, dass sich mit der Samenflüssigkeit, welche in den an der Buccalmembran befindlichen Spermatophoren vorgefunden wurde, eine künstliche Befruchtung der, einem Weibchen von Loligo pealii entnommenen, reifen Eiern vornehmen liess (Watase No. 50). Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Rossia.

Die Eier der Cephalopoden sind ausserordentlich dotterreich und erlangen in Folge dessen einen bedeutenden Umfang, wodurch sie sich von den Eiern anderer Mollusken wesentlich unterscheiden. Die Sepiaeier z. B. besitzen reichlich die Grösse einer Erbse (Sepia officinalis). Noch grösser und ausserordentlich dotterreich können die Eier von Eledone werden (vgl. pag. 1095). Andere Cephalopodeneier, so die von Loligo, von Octopus sind weniger dotterreich und daher erheblich kleiner; diejenigen von Argonauta sind sogar ziemlich klein, messen aber immer noch 1,3 mm im Längsdurchmesser. Stets bildet der aus ziemlich feinen

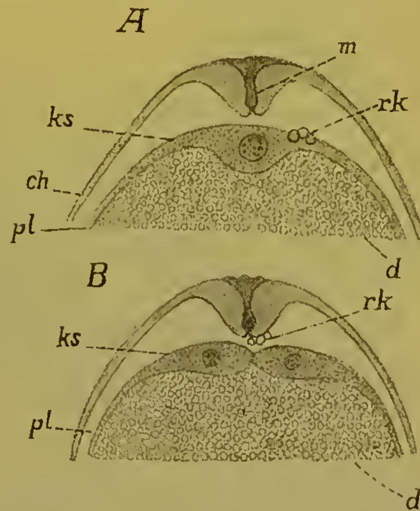


Fig. 645. *A* und *B* der obere Pol des Eies von Argonauta argo im optischen Längsschnitt. *A* im ungefurchten Zustande, *B* im Stadium der Entwicklung der Keimscheibe (nach Ussow).

ch Chorion, *d* Dotter, *ks* Keimscheibe, *m* Mikropyle, *pl* periphere Plasmaschicht, *rk* Richtungskörper.

Körnchen bestehende Nahrungsdotter die bei Weitem überwiegende Masse des Eies. Die Gestalt des letzteren ist zumeist oval (Loligo, Eledone, Octopus, Argonauta) oder kugelförmig wie bei Sepia und dem von Grenacher beobachteten Cephalopoden (vgl. pag. 1122). Dem massigen Nahrungsdotter liegt die verhältnissmässig dünne Schicht des Bildungsplasmas auf, welche sich an dem oberen, unterhalb der Mikropyle gelegenen Pole des Eies zu einer scheibenförmigen Anhäufung verdickt. Dies ist die Keimscheibe (Fig. 645 *ks*), deren Lage den animalen Pol des Eies bezeichnet. Sie geht an der Peripherie in eine sehr dünne Plasmaschicht über, welche das ganze Ei umgibt. Bemerkenswerth ist die ziemlich scharfe Abgrenzung der Keimscheibe gegen den Nahrungsdotter (Fig. 645), in Folge deren sowie anderer noch später zu besprechender Eigenschaften die Cephalopodeneier den vollkommensten Typus der meroblastischen Eier repräsentiren.

Nicht nur in den frühen Stadien der Furchung, sondern auch bereits am ungefurchten Ei lässt sich eine bilaterale Gestaltung erkennen, welche in bestimmter Beziehung zur späteren Ausbildung des Embryos steht. An den ovalen Eiern von Loligo pealii spricht sich dieselbe nicht

nur in der Form des Eies, sondern auch in der Ausbreitung der Keimscheibe auf diesem aus (WATASE, No. 50). Die Eier des genannten Cephalopoden erscheinen an der einen Seite etwas abgeplattet, während sie an der entgegengesetzten Seite gewölbt sind (Fig. 646 *B*). Diesen beiden Seiten entspricht die Lage des Afters und des Mundes beim Embryo. An dem zum Vorderende werdenden Theil (*vo*) erstreckt sich das Plasma der Keimscheibe weiter hinab gegen den Aequator als an der entgegengesetzten Seite (*h*). Nach der rechten und linken Seite dagegen reicht die Keimscheibe gleich weit hinab (Fig. 646 *A*, *r* und *l*). Ein Vergleich der Fig. 646 *B* mit den Medianschnitten späterer Embryonalstadien (Fig. 672 und 673 pag. 1135) zeigt, dass der animale Pol des Eies (*d*) der Höhe der Dorsalfläche, der vegetative Pol (*v*) dagegen der Ventralfläche entspricht.

Da der Ei- bezw. der Furchungskern ziemlich genau am animalen Pol in der Keimscheibe gelegen ist (Fig. 645 *A*), so nimmt er in dieser eine etwas excentrische Stellung ein, d. h. nach vorn zu ist er weiter als nach hinten vom Rande der Keimscheibe entfernt (Fig. 646 *B*). Was die Beschaffenheit der letzteren betrifft, so scheint den Kern eine mehr hyaline Plasmazone zu umgeben, welche nach aussen zu in körniges Plasma übergeht. Jedenfalls unterscheidet sich das Plasma der Keimscheibe durch eine granulirte Beschaffenheit von der dünnen Protoplasmaschicht, welche das ganze Ei umgibt. Uebrigens scheint die Dicke der Keimscheibe in den einzelnen Fällen eine verschiedene zu sein, so viel sich aus den Angaben der Autoren entnehmen lässt. Vielleicht hängt dies aber nur von den verschiedenen Ausbildungszuständen der Keimscheibe ab.

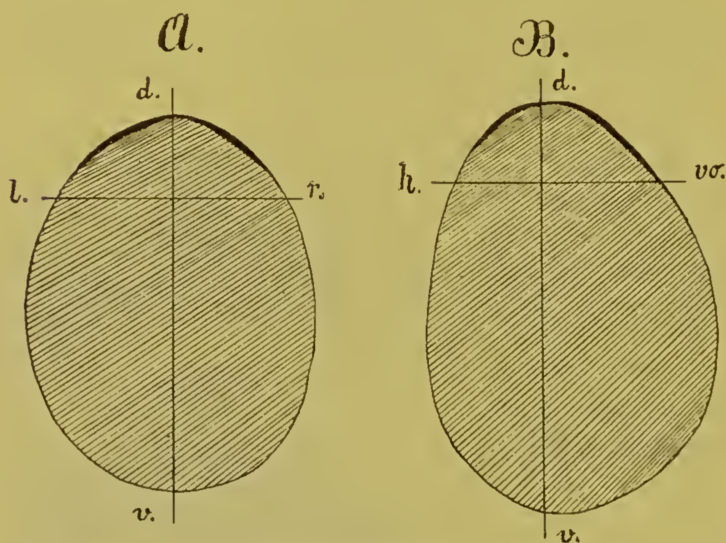


Fig. 646. *A* und *B* schematische Längsschnitte durch das Ei von Loligo pealii (nach WATASE).

Der Schnitt der Fig. *B* ist in der Medianebene, derjenige der Fig. *A* in der darauf senkrechten Richtung, entsprechend der Längsaxe *d-v* geführt. Die schwarze Linie im Umkreis des Eies stellt das Bildungsplasma dar, während der Nahrungsdotter durch die Schraffirung angedeutet wird.

d Dorsalseite, *v* Ventralseite, *h* hinten, *vo* vorn, *l* links, *r* rechts.

Eine Dotterhaut kommt den Cephalopodeneiern allem Anschein nach niemals zu. Die mit der Mikropyle versehene oft recht feste Haut wird vom Follikelepithel abgeschieden (USSOW, VIALLETON) und ist demnach als Chorion zu bezeichnen. Zwischen der Eihülle und der Oberfläche des Eies befindet sich ein ziemlich weiter freier Raum, der mit klarer Eiweissflüssigkeit erfüllt ist. Er gestattet dem Embryo eine beträchtliche Ausdehnung innerhalb des Chorions, welches übrigens selbst auch dehnbar sein soll und dadurch ein weiteres Wachsthum des Embryos erlaubt.

Am animalen Pol finden sich beim gereiften Ei die Richtungskörper, welche in der Zweizahl vorhanden sind, durch Theilung des ersten aber auf drei vermehrt werden können (Fig. 645 *rk*), so bei Loligo und Argonauta nach Ussow, während bei Sepia nach Vialleton eine solche Theilung nicht eintreten soll. Doch ist auch hier ein Anzeichen für diesen Vorgang vorhanden, indem einer der beiden Richtungskörper zwei Kerne besitzt. Letzterer Forscher stellt auch eine constante Beziehung der Richtungskörper zur ersten Furche in Abrede, doch sind die Abweichungen von derselben nur geringe und man erkennt aus seinen wie aus den Abbildungen anderer Autoren, dass sie in nächster Nähe der Richtungskörper einschneidet (Fig. 647).

2. Die Furchung und Keimblätterbildung.

Entsprechend dem grossen Dotterreichthum des Eies und der Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters an demselben ist seine Furchung eine partielle und beschränkt sich zunächst auf die Keimscheibe. Die Verhältnisse liegen also hier wesentlich anders als

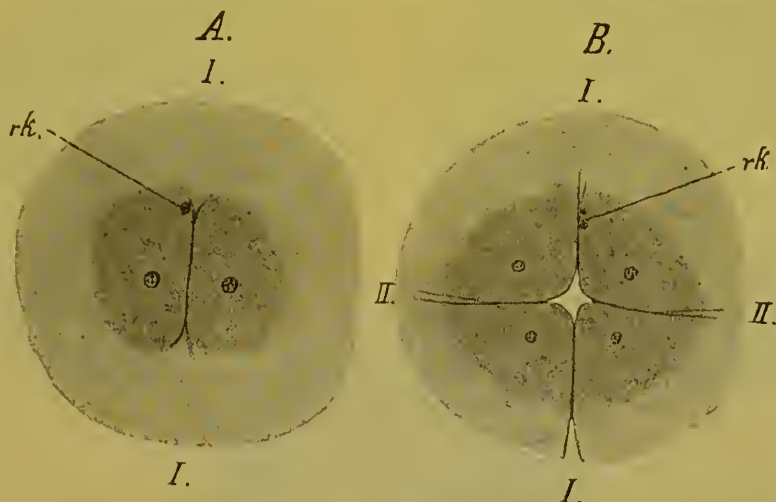


Fig. 647. *A* und *B* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium der Zwei- und Viertheilung (nach Vialleton).
I erste, *II* zweite Furche, *rk* Richtungskörper.

bei den übrigen Mollusken. Sie sind in ihren Grundzügen schon seit langen Jahren bekannt und wurden bereits in Kölliker's berühmter Cephalopodenentwicklung (No. 24) dargestellt. Diesen der Natur der Sache nach lange nicht erschöpfenden Beobachtungen, sie erschienen bereits im Jahre 1843, folgten später die von Bobretzky (No. 4), Ussow (No. 44—46), Vialleton (No. 48), sowie in neuester Zeit diejenigen von Watase (No. 50). Wir halten uns hier an die letztgenannten Autoren und zumal an die eingehende Beschreibung des Furchungsvorganges, welche Vialleton von Sepia officinalis und Watase von Loligo pealii geben. So weit bis jetzt bekannt ist, scheint übrigens die Furchung bei den verschiedenen Cephalopoden in ziemlich übereinstimmender Weise zu verlaufen.

Die Spindel des sich zur Theilung vorbereitenden ersten Furchungskernes liegt mit ihrer Längsaxe von rechts nach links (Watase), also in der Ebene der Fig. 646 *A*[1]). Auffallender Weise würde sie damit

[1]) Man vgl. das pag. 1098 über die bilaterale Gestaltung des ungefurchten Eies Mitgetheilte.

nicht, wie man dies sonst für die Regel zu halten geneigt ist, in die Richtung der weitesten Erstreckung des Bildungsplasmas fallen, da diese allem Anschein nach der Ebene der Fig. 647 *B* entsprechen müsste.

Entsprechend der Lage der Spindel tritt die erste Furche in der Richtung von vorn nach hinten auf, da sie ja die Spindelaxe in verticaler Richtung schneidet. Somit liegt die erste Furche in der Medianebene des Eies, bezw. des späteren Embryos, d. h. in der Ebene der Fig. 646 *B*. Diese erste Furche (*I*), über welcher gewöhnlich die Richtungskörper gefunden werden (Fig. 647 und 645 *B*, *rk*), geht von der mittleren Parthie der Keimscheibe, wo der Furchungskern liegt, aus und schreitet nach der Peripherie derselben fort. In der Mitte schneidet sie am tiefsten ein und theilt hier das ganze Protoplasma in zwei Segmente (Fig. 646 *B*, während sie weiterhin, zumal über die eigentliche

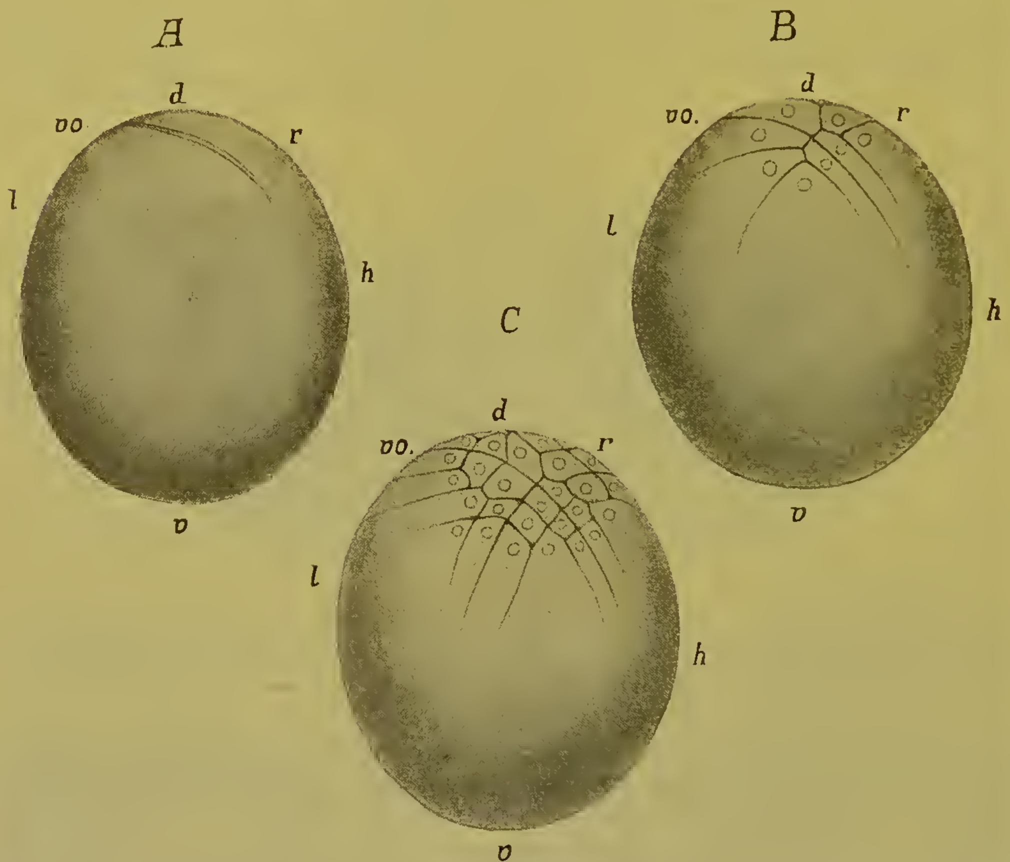


Fig. 648. *A—C* Eier von Loligo pealii, welche verschiedene Furchungsstadien der Keimscheibe und deren bilaterale Symmetrie erkennen lassen (nach Watase). *d* dorsal, *v* ventral, *vo* vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts.

Keimscheibe hinaus, wohin sie sich ebenfalls fortsetzt (Fig. 647 und 648 *A*), nur eine seichte Rinne im Bildungsplasma darstellt, welche sich gegen den Aequator zu ganz verliert. Aehnliches gilt für die nächsten Furchen, die wie die erste Meridionalfurchen sind (Fig. 647—649).

Die zweite Furche ist im rechten Winkel zur ersten gestellt (Fig. 647 *B*, *II*). Infolge des Uebergreifens der Furchen von der Keimscheibe auf die dünne Plasmaschicht der Eiperipherie erscheinen diese ersten Blastomeren ebenso wie die folgenden (Fig. 647—649) nicht distinct

abgegrenzt, sondern gehen in das periphere Plasma über. Das Gleiche ist noch bei den peripher gelegenen Furchungszellen späterer Stadien der Fall (Fig. 648 *C* — 651). Vialleton bezeichnet dieselben als Blastoconen gegenüber den Blastomeren.

Ein weiterer Schritt in der Furchung wird dadurch bezeichnet, dass jedes der vier bisher vorhandenen Segmente in zwei neue zerlegt erscheint (Fig. 649 *A* und 648 *B*). Von den betreffenden Furchen (*III'* und *III''*) sind nur die vorderen (*III'*) etwa im Winkel von 45° gegen die Medianlinie geneigt und theilen in Folge dessen die beiden vorderen Segmente in ungefähr gleiche Hälften. Die beiden hinteren Furchen (*III''*) laufen ziemlich parallel der Medianebene (Fig. 648 *B* und 649 *A*), wodurch es kommt, dass hier an der hinteren Parthie der

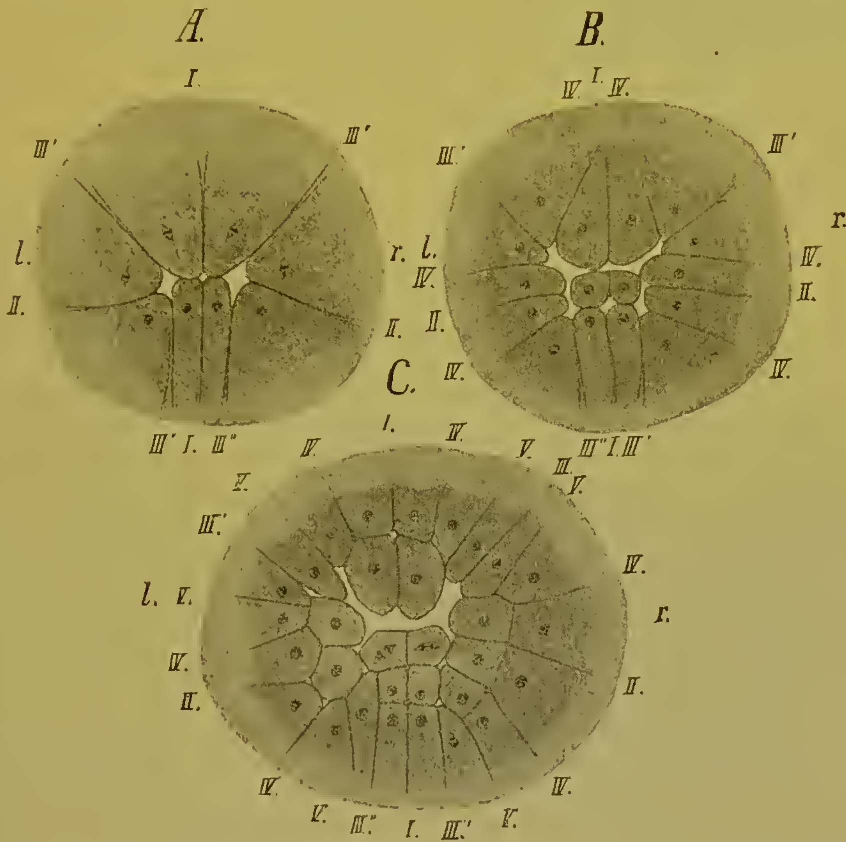


Fig. 649. *A—C* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium der Achttheilung und zwei späteren Stadien (nach Vialleton).

Die Keimscheiben sind in der Weise orientirt, dass die Vorderseite nach oben, die Hinterseite nach unten gerichtet ist, *l* linke, *r* rechte Seite.

I—V Richtung der ersten bis fünften Meridionalfurche.

Keimscheibe zwei von parallelen Seiten begrenzte, schmale Segmente abgeschnitten werden. Durch diesen Verlauf der Furchung, welcher von den Beobachtern in recht übereinstimmender Weise dargestellt wird, gewinnt die gefurchte Keimscheibe eine auffällig bilaterale Beschaffenheit, die auch in den späteren Stadien in ähnlicher Weise erhalten bleibt (Fig. 648 und 649 *B* und *C*, Fig. 650), indem jene beiden Segmente, sowie die aus ihnen hervorgehenden Blastomeren ihre charakteristische Gestaltung, bezw. die regelmässige Lagerung zur Medianebene beibehalten

und auch die übrigen Furchungszellen ihre symmetrische Anordnung zur letzteren bewahren.

Die breiten Segmente des achtzelligen Stadiums (Fig. 649 *A* und 648 *B*) sind nach vorn, die schmalen dagegen nach hinten gerichtet, wie WATASE angibt und wie schon früher vermuthet worden war (USSOW). Damit spricht sich also an der gefurchten Keimscheibe die bilaterale Gestaltung und Beziehung zur Form des ausgebildeten Thieres noch deutlicher aus, als dies bereits am ungefurchten Ei angedeutet war (vgl. pag. 1098 sowie Fig. 646 *A* und *B*).

Es muss hierzu bemerkt werden, dass VIALLETON die auffallende bilaterale Gestaltung der gefurchten Keimscheibe zwar ebenfalls beschreibt, wie aus der Fig 649 hervorgeht, aber nicht so bestimmte Beziehungen zur Gestaltung des ungefurchten Eies annimmt. An dem kugelrunden Ei von Sepia mag es vielleicht schwieriger sein, diese Verhältnisse mit Sicherheit festzustellen. Die von USSOW betonte Identität der Medianlinie des Blastoderms mit derjenigen des Embryos nimmt auch VIALLETON als wahrscheinlich an, so dass also auch nach seiner Auffassung die bilaterale Gestalt der gefurchten Keimscheibe derjenigen des Embryos entsprechen dürfte.

Da die späteren Furchungsstadien in Folge der fortschreitenden Zelltheilungen eine so regelmässige Gestaltung der Keimscheibe nicht mehr erkennen lassen (Fig. 651), so dürfte der Nachweis des directen Uebergangs der bilateralen Gestalt der Keimscheibe in die des Embryos ein recht schwieriger sein, auch ist er bisher nicht exact geliefert worden, so viel wir sehen. Aber die bei recht verschiedenen Cephalopoden (Loligo, Sepia, Argonauta[1]) in übereinstimmender Weise auftretende Bilateralität der Keimscheibe lässt deren Beziehung zur Gestalt des Embryos mehr als wahrscheinlich erscheinen, weshalb man sich zunächst der (bisher allerdings auch noch nicht genügend begründeten) Auffassung von WATASE anschliessen muss.

Die Furchung geht in der Weise weiter, dass durch eine äquatorial gerichtete Furche von den beiden schmalen hinteren Segmenten nach der Mitte der Keimscheibe zu zwei kleine Blastomeren abgeschnitten werden (Fig. 649 *B*), welcher Vorgang sich an den beiden davor (also ebenfalls neben der Medianlinie) gelegenen Segmenten wiederholt (Fig. 649 *C*). Weitere meridionale Furchen (*IV* und *V*) zertheilen schon vorher (Sepia), oder erst nachher (Loligo) die Segmente in kleinere Abschnitte. Die beiden charakteristisch gestalteten und gelagerten schmalen Segmente der hinteren Parthie bleiben aber davon unberührt, nur lösen sich abermals gegen das Centrum hin zwei Blastomeren von ihnen ab (Fig. 649 *C*). Dasselbe ist bei zwei, bezw. drei seitlich gelegenen Segmenten der Fall, wie aus der nämlichen Figur, sowie Fig. 648 *C* hervorgeht.

Durch das Auftreten weiterer, theils meridional theils äquatorial gerichteter Furchen (Fig. 648 *C*—650) wächst die Zahl der Segmente mehr und mehr. Nach KÖLLIKER's und VIALLETON's Darstellung scheinen die Segmente in der Mitte der Keimscheibe nicht völlig an einander zu stossen (Fig. 647 und 649). Mit dem Fortschreiten der Furchung schwindet diese Lücke im Centrum.

[1]) Bezüglich Argonauta müssen wir uns auf die wiederholt ausgesprochene Angabe USSOW's verlassen, dass er die Furchung bei den von ihm beobachteten Formen in übereinstimmender Weise verlaufen sah. Freilich wäre eine Bestätigung dieser Angaben für die Octopoden erwünscht. Bezüglich der von USSOW ebenfalls untersuchten vermeintlichen Sepiola gilt das pag. 1095 in der Anmerkung Gesagte.

Die bilaterale Symmetrie, welche sich bisher (Fig. 650) und auch noch in etwas späteren Stadien an der Keimscheibe aussprach, wird dadurch noch verstärkt, dass die Zellen in etwas differenten Zeiten die Theilung durchmachen, was sich in dem verschiedenen Zustand ihrer Kerne ausdrückt. Einen solchen Fall stellt z. B. die Fig. 650 dar, in welcher die hinteren, neben der Mittellinie gelegenen Zellen ruhende Kerne aufweisen, während die Kerne aller übrigen Zellen sich im Theilungsstadium befinden. Diese Erscheinung macht sich vielfach auch an grösseren Zellencomplexen geltend. Die fast schematischen Bilder, welche dadurch zu Stande kommen, entsprechen nach WATASE's ausdrücklicher Betonung ganz der wirklichen Sachlage. Dies wird übrigens auch durch VIALLETON's schon früher gegebene Darstellung (z. B. Fig. 25 und 26 No. 48) bestätigt, welche ebenfalls die verschiedenen Zustände der Kerne in symmetrischer Vertheilung erkennen lässt. Uebrigens können auch ganze Complexe, wie etwa die hintere oder eine seitliche Parthie, in der Theilung rascher vorschreiten, während andere etwas zurückbleiben, was sich dann wiederum im Zustand der Kerne zu erkennen gibt.

In der Keimscheibe der Fig. 650 sind zwei symmetrisch gelegene, durch die Furchen *II* und *III'* begrenzte Complexe von Segmenten dadurch ausgezeichnet, dass die dazwischen liegenden Furchen weniger deutlich als die übrigen ausgeprägt erscheinen. Diese Segmente dokumentiren sich dadurch als zusammengehörig, und höchst wahrscheinlich sind sie aus dem durch die Furchen *II* und *III'* begrenzten Segment des Stadiums der Figur 649 *A* hervorgegangen, welches bei Loligo in ganz ähnlicher Weise wie bei Sepia durchlaufen wird (WATASE). Auch durch derartiges Verhalten tritt die bilaterale Gestaltung deutlicher hervor.



Fig. 650. Keimscheibe von Loligo pealii in einem späteren Furchungsstadium mit noch deutlich erkennbarer bilateraler Symmetrie. Die Blastomeren und Blastoconen sind symmetrisch zur Medianlinie *I—I* angeordnet (nach WATASE). *vo* vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts. *I—V* Richtung der ersten bis fünften Furche.

Bisher liess sich in der Anordnung der Furchungszellen deutlich ihre Entstehung erkennen, und ihre Lagerung war eine sehr regelmässige, von der Mittellinie aus zu bestimmende. Mit dem weiteren Fortschreiten der Furchung lässt sich infolge der stetigen Grössenabnahme der Blastomeren eine so regelmässige Gestaltung der Keimscheibe nicht mehr nach-

weisen. Höchstens gibt sich zunächst noch in den peripher gelagerten Zellen, besonders in den Blastoconen, eine gewisse Regelmässigkeit der Lagerung zu erkennen, doch geht auch diese mit der weiteren Vermehrung der Zellen schliesslich verloren. Der animale Pol des Eies erscheint jetzt von einer einschichtigen „Scheibe“ [1]) polygonaler Plattenzellen bedeckt (Fig. 651). Nur am Rande der Scheibe zeigen dieselben keine polygonale Gestaltung, indem ihnen die äussere Berandung fehlt (Fig. 651 *blc*). Sie gehen hier noch in die übrige Masse des Bildungsdotters über (Blastoconen). In der Grösse der Blastomeren ist aus der Fig. 651 eine gewisse Differenz zu erkennen, doch lässt sich dieses Verhalten allem Anschein nach noch nicht mit Sicherheit auf die späteren Gestaltungsverhältnisse des Embryos beziehen.

Die Keimscheibe breitet sich aus und vergrössert sich, wie man aus den Figuren 647—651 erkennt, zunächst wohl hauptsächlich auf Kosten

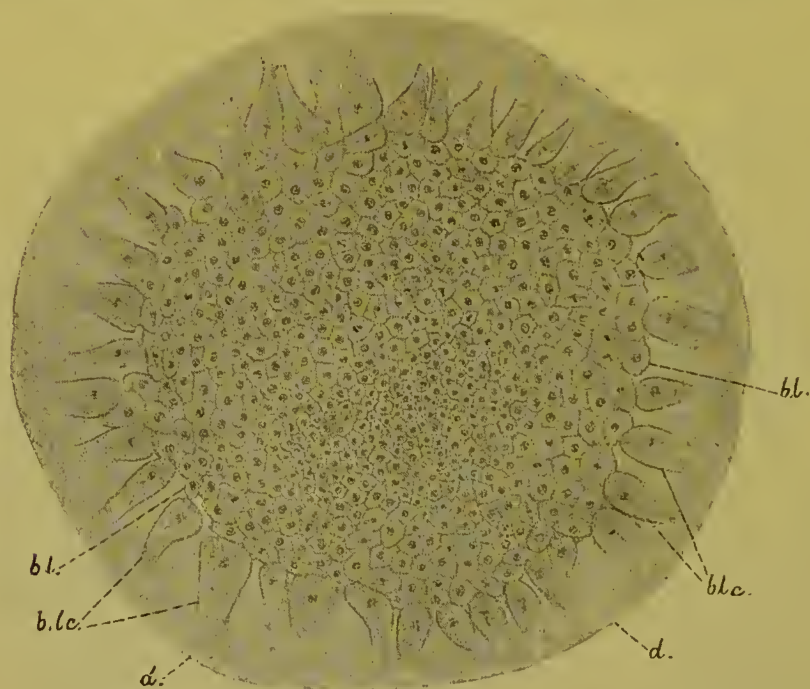


Fig. 651. Keimscheibe von Sepia officinalis in einem späteren Furchungsstadium (nach Vialleton).
bl Blastomeren, *blc* Blastoconen, *d* Dotter.

des anstossenden Bildungsdotters; erst später wird in ausgiebiger Weise das Material des Nahrungsdotters für die Ernährung des wachsenden Embryos zur Verwendung gebracht.

Nach einer bedeutenden Vermehrung der Furchungszellen nehmen die peripheren Zellen insofern eine andere Gestaltung an, als sie sich an ihrem freien Ende verschmälern und die Tendenz zeigen, sich aus dem Zusammenhang mit der Keimscheibe zu lösen (Fig. 652 *Z*). Sie runden sich schliesslich ab und rücken von der Keimscheibe weg. In der Umgebung der letzteren werden sie dann vereinzelt an der Oberfläche des Nahrungsdotters gefunden. Es sei gleich hier bemerkt, dass diese Zellen nach der Beobachtung Vialleton's unter das Zellenmaterial der Keimscheibe wandern, sich daselbst zu einer zusammen-

[1]) Diese sog. Scheibe ist thatsächlich eine mehr oder weniger gewölbte Kappe.

hängenden Zellenlage anordnen und allmählich über den ganzen Nahrungsdotter ausbreiten sollen. Doch damit sind wir schon zur Bildung der Keimblätter gelangt, zu deren Verständniss es erforderlich ist, vorher noch eines anderen Vorgangs, sowie der bisher darüber geltenden Anschauungen zu gedenken.

Die Frage nach der **Keimblätterbildung** der Cephalopoden ist als eine äusserst verworrene zu bezeichnen. Dass die Bedeutung der einzelnen am Keim sich bildenden Zellschichten nicht erkannt und ihre Bildungsweise nicht in befriedigender Weise auf entsprechende Vorgänge bei den übrigen Mollusken, bezw. bei den Angehörigen anderer Thierkreise zurückgeführt werden konnte, liegt offenbar an den höchst modificirten Verhältnissen, welchen die Cephalopodeneier durch die massige Einlagerung an Dotter und die auffallend strenge Sonderung von Nahrungs- und Bildungsdotter unterworfen sind.

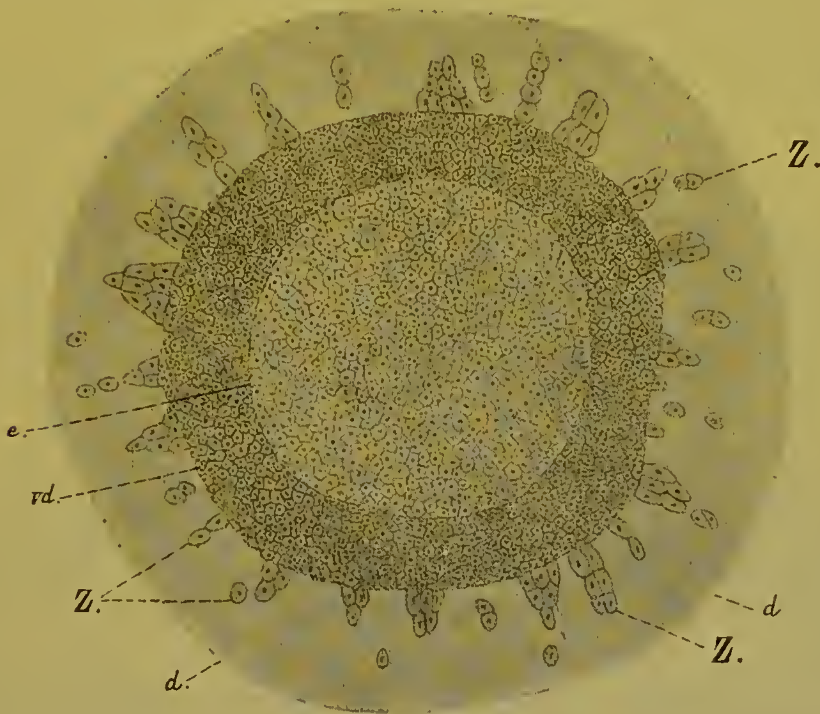


Fig. 652. Keimscheibe von Sepia officinalis beim Beginn der Keimblätterbildung (nach Vialleton).

d Dotter, *e* einschichtiger Theil der Keimscheibe, *vd* verdickter (mehrschichtiger) Theil der Keimscheibe (area opaca), *Z* in Loslösung von der Keimscheibe begriffene Zellen.

Um kurz die bisherige Auffassung von der Keimblätterbildung darzustellen, so hatte man gefunden, dass die aus einer einschichtigen Zellenlage bestehende Keimscheibe, welche nur erst einen geringen Theil des Nahrungsdotters am animalen Pol des Eies bedeckt, zu einer gewissen Zeit an der Peripherie eine Verdickung ihrer Zellenschicht erfährt (Fig. 653). Die so entstehende Zellenlage, welche bald durch reiche Zellvermehrung bedeutend an Umfang gewinnt und sich unter der ganzen oberen Schicht der Keimscheibe ausbreitet, hat man entweder durch Abspaltung (Verdickung) von der schon vorhandenen Zellenlage (Metschnikoff, Ussow) oder aber durch Umbiegen derselben nach innen (Bobretzky) entstehen lassen.

Angesprochen hat man die massige Zellenanhäufung gegenüber der oberen Zellenlage (dem Ectoderm) zumeist als Mesoderm, obwohl aus ihr auch das Mitteldarmepithel, also ein Gebilde von sonst regelmässig entodermalem Ursprung hervorgehen sollte. Unter dieser vorläufig als Mesoderm zu bezeichnenden Zellmasse findet sich nun eine weitere Zellenlage, deren Entstehungsweise und Beziehung zu den übrigen Schichten von ganz besonderem Interesse ist. Es ist dies die sog. Dottermembran der Autoren, welche, vom Umfang der Keimscheibe ausgehend, sich sowohl unter dieser (und dem „Mesoderm"), wie auch über den ganzen Nahrungsdotter verbreitet und ihn als einschichtige Zellhaut umgibt.

Nach Ray Lankester's Annahme, die von vornherein viel Wahrscheinliches für sich hatte, verdankte die sog. Dottermembran freien im Dotter vertheilten Zellen (bezw. Kernen) ihren Ursprung, welche sich ohne Weiteres den Dotterzellen und Merocyten in den ebenfalls höchst dotterreichen Eiern der Arthropoden und Vertebraten vergleichen liessen. Diese Kerne sollten dann an die Oberfläche rücken, sich mit Protoplasma umgeben und zur Bildung der Dottermembran vereinigen.

Andere Forscher (so z. B. Ussow) waren mehr geneigt, die Zellen der „Dottermembran" von den tieferen Schichten der Keimscheibe, also von dem „Mesoderm" abzuleiten. Jedenfalls hat diese Hüllmembran des Dotters

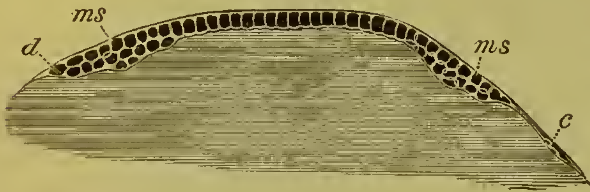


Fig. 653. Längsschnitt durch ein Ei von *Loligo* im Stadium der Randverdickung der Keimscheibe (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).
c periphere Zellen, *d* und *ms* die Randverdickung.

eine ähnliche Bedeutung wie die (vitellophagen) Dotterzellen bei den Arthropoden und Vertebraten. Da die Benennung Dottermembran oder Dotterhaut keine recht glückliche, weil für gewöhnlich in anderer Bedeutung gebrauchte ist, so werden wir diese zellige Haut mit einem (übrigens auch gelegentlich von Ray Lankester angewandten) Namen als Dotterepithel bezeichnen.

Während der Bildung des Dotterepithels hat sich die oberflächliche Zellschicht, das Ectoderm, schon über den ganzen Nahrungsdotter ausgebreitet, so dass dieser ausserhalb der Keimscheibe von zwei Zellenlagen überzogen ist. Dazu kommt, soweit die Keimscheibe reicht, die zwischen Ectoderm und Dottermembran gelegene Zellmasse, das „Mesoderm". Es sind also allem Anschein nach die drei Keimblätter vertreten, wenn man das Dotterepithel vorläufig als das Entoderm anspricht. Dabei ergibt sich jedoch die Schwierigkeit, dass man dasselbe nicht in Beziehung zur Bildung des Mitteldarms bringen konnte, sondern dass dieser vielmehr durch Spaltung der mittleren Zellenschicht seinen Ursprung nehmen sollte.

Nachdem zunächst eine Verständigung über die Schichten erlangt wurde, welche den Cephalopodenkörper aufzubauen haben, soll die Entstehungsweise derselben verfolgt werden, wie sie nach den neueren Untersuchungen am wahrscheinlichsten sich darstellt.

Wir lernten die Entstehung des Keimes bis zu demjenigen Stadium kennen, auf welchem der animale Pol des Eis von einer einschichtigen Platte polygonaler Zellen bedeckt ist und am Umfang dieser Platte unregelmässig gestaltete Zellen sich aus dem Zusammenhang der übrigen

lozulösen beginnen (Fig. 652). Ungefähr gleichzeitig mit diesem Vorgang findet am Rande der Keimscheibe die schon erwähnte Verdickung derselben statt, d. h. durch stärkere Zellvermehrung wird die Platte hier mehrschichtig (Fig. 652 *vd* und 653). Es ist das dieselbe Erscheinung, welche frühere Autoren als die Bildung (Abspaltung) des Mesoderms bezeichneten.

Ehe die so gebildete Zellschicht ihren engen Zusammenhang mit der oberflächlichen Zelllage der Keimscheibe verliert, sollen die vorher von der Keimscheibe abgelösten Zellen nach Vialleton eine wesentliche Veränderung durchmachen. Ihre Zellennatur schwindet, indem ihre, wenn auch unregelmässige, so doch distincte Begrenzung verloren geht und sie nunmehr nur noch in Form eines Syncytiums, d. h. als Kerne erscheinen, welche in die dünne, den Nahrungsdotter umgebende Lamelle von Protoplasma eingelagert sind. Es ist zweifellos, dass man in ihnen dieselben Kerne vor sich hat, welche nach Ray Lankester durch freie Kernbildung im Dotter entstehen sollten und später die Bildung des Dotterepithels veranlassten. Letztere Bedeutung kommt diesen nach der Beobachtung Vialleton's von der Keimscheibe abstammenden zelligen Gebilden auch wirklich zu, indem sie sich stark vermehren und sich anfangs zur Bildung einer Zellschicht vereinigen, die nicht nur unter die Keimscheibe vordringt (Fig. 654 *A—C de*), sondern sich auch unterhalb des Ectoderms über den gesammten Dotter erstreckt. Die Bildung dieses Dotterepithels sowohl als auch die Verdickung des Keimscheibenrandes, welche sich um die ganze Peripherie erstreckt, wird durch die Abbildungen Fig. 654 *A—C* verdeutlicht. Dieselben lassen zugleich das Vordringen des Dotterepithels gegen die Mitte der Keimscheibe erkennen, wie es von Vialleton und ähnlich von Watase angenommen wird.

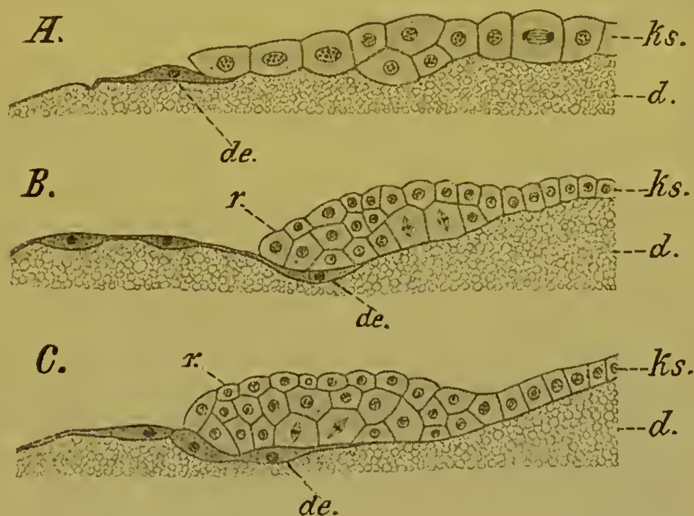


Fig. 654. Schnitte durch einen Theil (und zwar den Rand) der Keimscheibe von Sepia officinalis (nach Vialleton). *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ks* Keimscheibe, *r* deren verdickter Rand.

Indem die durch die Randverdickung der Keimscheibe gebildete Zellenmasse sich von der oberflächlichen Lage, dem Ectoderm, abspaltet, kommt diejenige Schicht zu Stande, welche frühere Autoren als das Mesoderm ansprachen. Um die wirkliche Bedeutung der besprochenen Schichten zu erkennen, ist es nöthig, ihr weiteres Schicksal zu verfolgen. Da es sich hierbei um etwas spätere Entwicklungsvorgänge handelt, wird es zum besseren Verständniss beitragen, wenn wir vorher diejenigen Veränderungen ins Auge fassen, welche sich äusserlich an der Keimscheibe bezw. am ganzen Blastoderm vollziehen.

3. Die Ausbildung der äusseren Gestalt des Embryos.

Während der Bildung des Dotterepithels und der gleichzeitig erfolgenden Verdickung des Keimscheibenrandes geht von dessen oberflächlicher Zellenlage eine weitere rasche Vermehrung der Zellen aus, welche eine allmähliche Ausdehnung dieser oberen Zellenlage über das ganze Ei zur Folge hat. Man bezeichnet diese Zellschicht wohl als Blastoderm, obgleich diese Benennung nicht ganz correct ist, denn abgesehen davon, dass bereits eine Differenzirung derselben in der Umgebung des animalen Pols stattgefunden hat, folgt ihr auch bald eine zweite Schicht, die Dottermembran, in der Umwachsung des Eies. Es lassen sich jetzt am Ei zwei Parthien unterscheiden, nämlich eine, deren Ausdehnung anfangs durch die verdickte Randparthie (Fig. 652 und 653) gekennzeichnet war und die sich allmählich weiter über dem Dotter verbreitet, sowie eine zweite, welche vorerst nur durch die beiden Zellenlagen, Ectoderm und Dottermembran, gebildet werden soll, wie angegeben wird. Die erstere Parthie kann als Keimscheibe bezeichnet werden; auf sie ist die Anlage des Embryos beschränkt, während der übrige Theil des Eies den späteren Dottersack repräsentirt. Zu den beiden zelligen Häuten, welche anfänglich in diesem Bezirk den Dotter bekleiden sollen, kommt sehr bald, vielleicht auch gleichzeitig, durch Ausbreiten des Mesoderms noch eine mittlere Schicht hinzu (vgl. pag. 1132).

Die Verbreitung der als Keimscheibe zu bezeichnenden Parthie über den Dotter verhält sich bei den einzelnen Cephalopoden sehr verschieden. Bei dem ausserordentlich dotterreichen Ei von Sepia ist es nur ein kalottenförmiger Abschnitt des kugelrunden Dotters, welcher die Embryonalanlage darstellt. Hier kann man also am ehesten von einer Keimscheibe sprechen, und der Dottersack ist von Anfang an sehr umfangreich. Bei anderen und, so viel man bis jetzt weiss, bei der grösseren Zahl der Cephalopoden verbreitet sich die Embryonalanlage und also auch die sogenannte Keimscheibe über einen viel bedeutenderen Theil des Eies (Fig. 655), und erst später tritt eine Aenderung insofern ein, als sich die Embryonalanlage wieder mehr gegen den animalen Pol zurückzieht und dadurch auch in diesem Fall ein Dottersack zur Ausbildung kommt (Fig. 656—658). Bei dem von Grenacher beobachteten Cephalopoden unterbleibt die Entwicklung eines äusseren Dottersackes fast ganz (Fig. 666 pag. 1125) und die im Verhältniss weniger umfangreiche Dottermasse findet sich hier schon sehr bald von der Embryonalanlage umschlossen. Diese letztere Form würde somit an das Ende einer Reihe zu stellen sein, deren Anfangspunkt Sepia mit seiner ungemein reichen Dotterentwicklung bildet. Ueberleitungen von Sepia zu jenem noch nicht genauer bestimmten Cephalopoden Grenacher's bilden die Formen (wie Loligo, Octopus, Argonauta), bei denen der Dottersack mehr und mehr zurücktritt und die Embryonalanlage anfangs den grösseren Theil des Dotters in sich schliesst.

Aehnlich wie Sepia möchte sich vielleicht Eledone verhalten, wenn man nach dem grossen Dotterreichthum des Eies (pag. 1095) und dem beträchtlichen Umfang des Dottersackes älterer Embryonen urtheilen darf (No. 26).

Es muss hier erwähnt werden, dass die Furchung und Keimblätterbildung bei den bezüglich der weiteren Ausbildung etwas differenten Formen, so viel bekannt, sehr übereinstimmend und in der oben geschilderten Weise verlaufen.

Bei den Formen, bei welchen sich die Anlage des Embryos schon früh von dem umfangreichen Dottersack unterscheidet, besteht das Ectoderm im Gebiet der Keimscheibe aus kubischen Zellen, während es im

Bereich des Dottersackes von flachen Zellen gebildet wird. Während seiner allmählichen Ausbreitung über den Dotter erhält das Blastoderm eine Bewimperung. Dieselbe kann das ganze Blastoderm bedecken oder zunächst nur an bestimmten Theilen, so besonders an dem vorwachsenden Rande desselben auftreten (Fig. 655 u. 665 pag. 1123), Wenn diese Bewimperung eine starke Ausbildung gewinnt, und sich über das ganze den Dotter ziemlich bedeckende Blastoderm verbreitet, wie dies bei Loligo der Fall ist, so rotirt der Embryo innerhalb der Eihaut, eine Erscheinung, welche an die freischwärmenden Larven aus den anderen Abtheilungen der Mollusken erinnert. Bei Argonauta und Octopus soll sich eine Bewegung des Embryos nur in der Weise geltend machen, dass der Pol, an welchem die Furchung begann, von der Mikropylgegend weg an diejenige des Eistieles zu liegen kommt (Ray Lankester). Thatsächlich findet man die Embryonen von Octopus theils am Mikropylpol des Eis, theils am entgegengesetzten Pol gelegen und bei den von uns beobachteten älteren Embryonen war sogar letzteres häufiger der Fall.

Die Bewimperung der Embryonen schwindet entweder bald wieder, oder bleibt längere Zeit erhalten, wie z. B. bei Sepia, wo sie sich noch an dem schon weit ausgebildeten Embryo findet und auch dem Dottersack zukommt. Trotzdem rotiren die Sepia-Embryonen nicht wie die von Loligo, was offenbar auf die grosse Menge des Dotters zurückzuführen ist (Koelliker).

Noch ehe die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm beendet ist, treten an diesem bezw. an der Keimscheibe Andeutungen der künftigen Gestalt des Tintenfisches auf (Fig. 655 u. 656 *A*). Wir betrachten die Anlage und weitere Ausbildung desselben zunächst von einer derjenigen Formen, bei welchen das Blastoderm sehr früh den Dotter umwächst und die Embryonalanlage zunächst den grössten Theil des Dotters in sich schliesst. Die Entwicklung einer solchen Form, Loligo pealii, wurde von Brooks am eingehendsten studiert (No. 7). Desgleichen hat Ray Lankester verschiedene Stadien aus der Loligoentwicklung mitgetheilt (No. 30) und Angehörige dieser Gattung haben jedenfalls, wie schon (pag. 1095 in der Anmerkung) erwähnt wurde, auch den früheren Autoren (P. van Beneden No. 3, Metschnikoff No. 32) als Untersuchungsobject gedient. Durch eigene Studien an einem recht vollständigen Material von Loligo vulgaris, sowie an Octopus vulgaris und Argonauta konnten wir die Ergebnisse der früheren Untersucher ergänzen, was nach verschiedener Richtung erwünscht schien.

A. Entwicklung durch Ausbreitung der Embryonalanlage über den grössten Theil des Eies mit nachheriger Ausbildung eines Dottersackes.

a. Loligo.

In der Gegend, wo die Furchung ihren Anfang nahm, also am animalen Pole des Eis, bildet sich infolge einer dort eintretenden Verdickung der Zellschichten eine Vorwulstung, welche der am höchsten gelegenen Stelle der Dorsalseite entspricht, wie eine Vergleichung mit den späteren Embryonalstadien erkennen lässt. Diese Wulstung wird bald zu einem umfangreichen Gebilde, welches bei der von Brooks untersuchten Loligo dem Embryo kappenförmig aufsitzt (Fig. 655 *A*), während es sich bei Loligo vulgaris in diesem Stadium noch weniger

deutlich auszeichnet. Diese Vorwulstung, welche sich später in dem an der Fig. 655 *A* bereits erkennbaren Umfang vom Embryo abhebt, wird als die Anlage des Mantels bezeichnet. Dies geschieht in dem Sinne, dass der kreisförmige Rand der kappenförmigen Bildung sich später in Form einer Falte am grössten Theil seines Umfangs von dem Embryonalkörper abhebt (Fig. 656 und 657 *ma*), und dass dadurch in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Mollusken der Mantel gebildet wird. Wie bereits erwähnt, entspricht die Lage der Vorwulstung der Dorsalseite und dementsprechend sieht man hier eine Bildung auftreten, welche mit der Schalendrüse der übrigen Mollusken zu vergleichen ist. Es ist dies eine Einsenkung des Ectoderms (Fig. 655 *B* und 656 *A*, *sd*), welche anfangs flach ist, später tiefer wird und sich nicht wieder ausgleicht, wie wir dies von anderen Mollusken (pag. 935, 981, 1007) bereits kennen lernten, sondern zu einer umfangreichen Tasche wird (Fig. 672 *sd*, pag. 1135), entsprechend der Thatsache, dass L o l i g o im Besitz einer inneren Schale ist[1]). Wie wir früher (pag. 1057) hörten, soll auch bei den mit innerer Schale versehenen Landpulmonaten aus der Schalendrüse eine ähnliche Schalentasche hervorgehen.

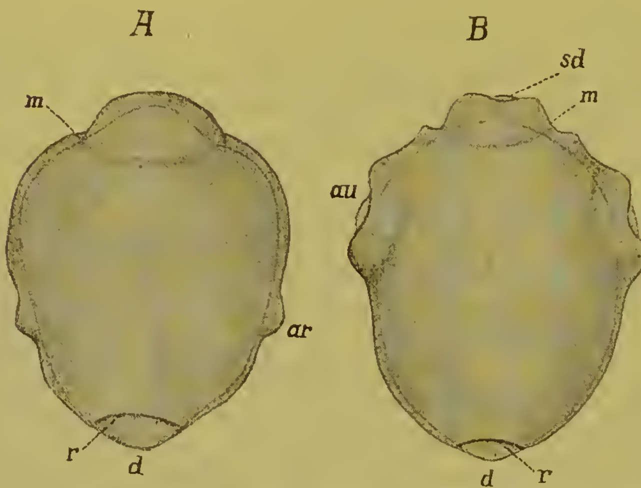


Fig. 655. *A* und *B* zwei frühe Entwicklungsstadien von L o l i g o p e a l i i (nach Brooks).
ar Armanlage *au* Augenanlage, *d* Dotter, *m* Mantelanlage, *r* der bewimperte Rand des Blastoderms, *sd* Schalendrüse.

Mit der als Mantelanlage und Schalendrüse differenzirten Wulstung besitzen die ersten Andeutungen der Augen eine gewisse äussere Aehnlichkeit, da auch sie in Form von wulstigen Erhebungen entstehen, welche eine grubenförmige Einsenkung tragen (Fig. 655 *B*). Sie liegen zu beiden Seiten des Körpers unterhalb des Mantels (Fig. 656 *B*, *au*). Darunter ebenfalls als paarige, seitlich am Körper gelegene, aber weit weniger umfangreiche Erhebung tritt nach Brooks bei L o l i g o p e a l i i die erste Andeutung der Arme auf (Fig. 655 *A*, *ar*). Für diese Form scheint besonders charakteristisch zu sein, dass sich die Anlage des Embryos auf einen sehr beträchtlichen Theil des Eis erstreckt, was bei anderen Formen weniger der Fall ist, wie aus einer Vergleichung der Figuren 655 *A* und 656 *B* hervorgeht.

Ueber die Orientirung des Cephalopodenkörpers. Es muss hier ein Wort über die von uns gewählte Aufstellung der Embryonen eingefügt werden, da sie nicht derjenigen entspricht, welche man den Cephalopoden für gewöhnlich zu geben pflegt, indem man sie mit Kopf und Armen nach oben gerichtet aufstellt. Wir orientiren die Embryonen in der durch die morphologische

[1]) Man vgl. hierzu die Ausführungen über die Bedeutung der inneren Schale (des Schulpes) der Cephalopoden pag. 1140.

Auffassung des Cephalopodenkörpers gebotenen Weise, indem wir die Ventralfläche so, wie es bei anderen Thierformen üblich ist, nach unten richten. Wenn man als Ventralfläche den zwischen Mund und After gelegenen Theil des Körpers betrachtet, so ergibt sich, dass der bei Weitem grösste Theil des Körpers als Rückenfläche anzusehen ist. Der im Gegensatz zum Kopf als Hinterende des Körpers erscheinende Abschnitt ist nach dieser zuerst von Leuckart (No. 31) vertretenen Auffassung als Gipfelpunkt der Rückenfläche anzusehen. Eigentlich müssten bei einer derartigen Annahme, welche die Ventralfläche in die Horizontale legt, die Embryonen in schiefer Richtung orientirt werden, doch wurde aus praktischen Gründen von einer solchen Orientirung Abstand genommen und der Kopf mit den Armen einfach nach unten gestellt. Den nach vorn gerichteten (aufsteigenden) Theil der Rückenfläche bezeichnen wir als anterodorsale, den nach hinten gerichteten (absteigenden Theil als posterodorsale Fläche. Der Medianschnitt eines älteren Embryos (Fig. 673 pag. 1136), welcher Mund und After trifft, dürfte diese Verhältnisse am besten verdeutlichen.

In den beiden bisher betrachteten Entwicklungsstadien von Loligo (Fig. 655 *A* und *B*) war die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm noch nicht vollendet, obwohl die Anlagen des Mantels (*m*), der Augen (*au*) und Andeutungen der Arme (*ar*) schon vorhanden waren. In einem etwas späteren Stadium erscheint der Dotter völlig vom Blastoderm umschlossen, und es treten nun vor Allem im Bereich der ventralen Fläche eine Anzahl von Neubildungen auf. Von diesen ist besonders die Mundöffnung zu erwähnen, welche als eine quergestellte ovale Grube etwas vor bezw. zwischen den Augenanlagen sichtbar wird und die ebenfalls wie die bereits genannten Anlagen sehr früh auftritt. Die Fig. 656 *B* lässt sie auf einem schon etwas späteren Stadium erkennen.

Vor der Mundöffnung tritt eine Wulstung auf (Fig. 656 *B*, *ar*), welche sich um den ganzen Embryo herumzieht und in einzelne Erhebungen getheilt erscheint. Diese letzteren sind die Anlagen der Arme. Dieselben treten demnach hier (bei Loligo vulgaris) in etwas anderer Weise auf, als dies Brooks von Loligo pealii angibt. Dort soll zuerst, und zwar sehr früh, nur eine Erhebung jederseits als Anlage der Arme vorhanden sein (Fig. 655 *A*, *ar*), die sich später in einzelne Arme theilt. Eine Andeutung der übrigen in Form jenes ringförmigen Wulstes wird nicht erwähnt. Uebrigens treten auch hier (bei Loligo vulgaris) die einzelnen Arme in deutlicherer Ausprägung erst nach einander auf, und zwar sind es die der Anlage des Trichters am nächsten gelegenen Armpaare, welche zuerst als knopfartige Gebilde erscheinen. Wenn dies geschieht, machen sich auch bereits die Anlagen verschiedener anderer Organe bemerkbar, von denen wir zunächst die paarigen unmittelbar vor dem Mantel (*m*) gelegenen Kiemenfalten erwähnen (Fig. 656 *C*, *k*). Davor und etwas lateral von ihnen gelegen tritt ein ziemlich langes Faltenpaar auf (*C*, *htf*), welches anfangs mit den Kiemenfalten etwa parallel läuft, dann sich nach hinten um den „Mantel" herumzieht, an dessen Rande es auch auf der entgegengesetzten Seite des Embryos (von der Mundseite gesehen, Fig. 656 *B*, *htf*) bemerkbar ist. Dieses schon sehr früh auftretende Faltenpaar trägt zur Bildung des Trichters bei, dessen hauptsächlichsten Theile aber aus einem etwas später entstehenden, weiter nach vorn gelegenen Faltenpaar (*C*, *vtf*) hervorgehen. Wir werden beide Faltenpaare als hintere und vordere Trichterfalten (*htf* und *vtf*) unterscheiden. Anfangs sind dieselben sehr flach, was im Stadium der Fig. 656 *C* z. B. noch für die vordere gilt, bald erheben sie sich

aber mehr und werden dann erst recht deutlich bemerkbar (Fig. 681 *tr*, pag. 1149). Zwischen den Vorderenden der beiden hinteren Falten tritt eine bogenförmige leichte Erhebung auf, durch welche die beiderseitigen Falten wie mit einander vereinigt erscheinen (*D*). Eine sehr schmale Erhebung der Oberfläche verbindet jetzt auch die vorderen Falten. Durch die letztere wird schon die in späteren Stadien (Fig. 657 und 658) eintretende völlige Vereinigung der beiderseitigen vorderen Trichterfalten eingeleitet.

Beim Auftreten der vorderen Trichterfalten erkennt man hinter denselben zwei bläschenförmige Einsenkungen der Oberfläche (Fig. 656 *C*,

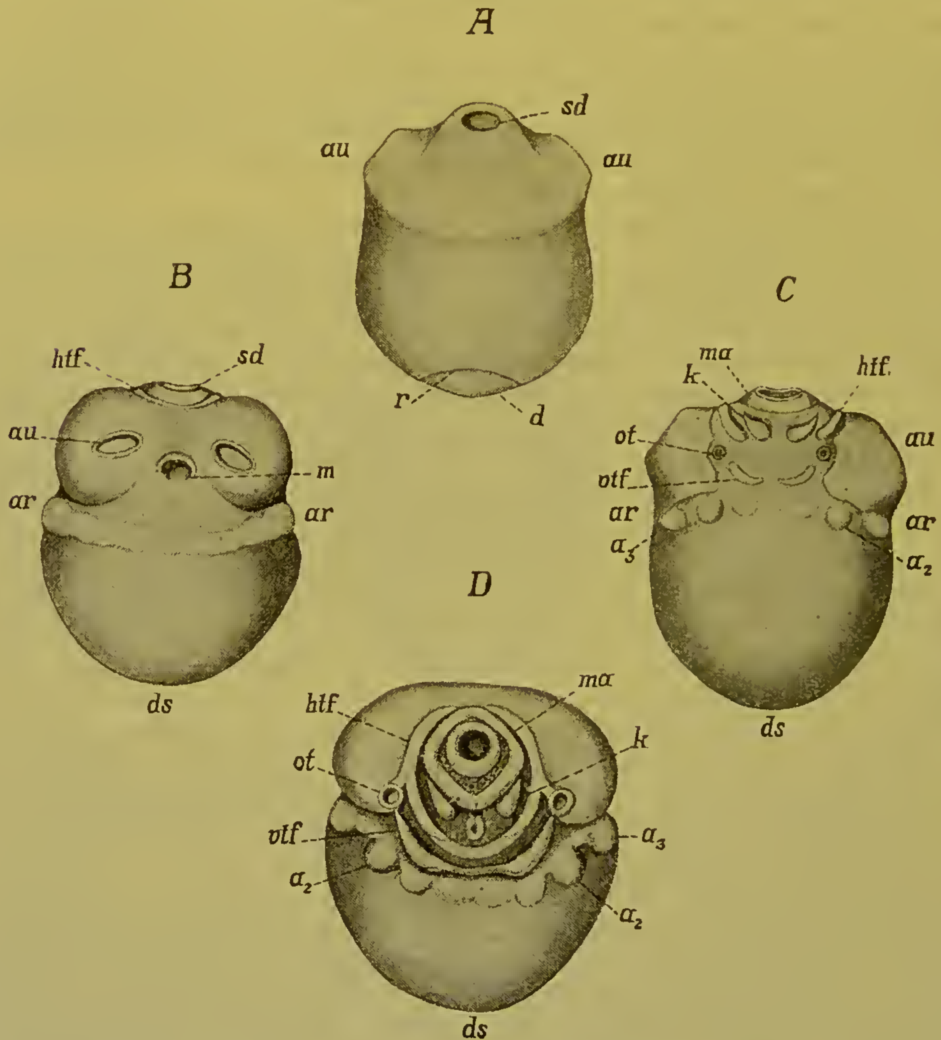


Fig. 656. *A—D* Verschiedene Stadien der Entwicklung von Loligo vulgaris (Original).

A frühes Stadium, an dem erst Augen und Schalendrüse angelegt sind, *B* von der Mundseite, *C* und *D* von der Afterseite. *D* ist schräg von oben gesehen und vom Dottersack ist in dieser Figur des besseren Verständnisses wegen eine etwas grössere Parthie gezeichnet, als bei dieser Ansicht sichtbar ist.

ar Anlagen der Arme, a_1—a_3 erstes bis drittes Armpaar, *au* Augenanlage, bezw. der Wulst, welche die Augengrube trägt, *d* Dotter, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte, *k* Kiemen, zwischen den beiden Kiemenhöckern die Afteranlage, *m* Mundöffnung, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *r* Rand des Blastoderms, *sd* Schalendrüse, *vtf* vordere Trichterfalte.

ot, Fig. 681 *A* pag. 1149), die Otocysten, welche beim Vorrücken der hinteren Trichterfalten nahe an diese zu liegen kommen (Fig. 656 *D* und 657 *A* und *B*). Sie liegen ausserdem in nächster Nähe der um-

fangreichen Vorwulstungen der Körpers, welche die Augengruben tragen. Diese bereits in früh embryonaler Zeit sehr ansehnlichen Hervorragungen (Fig. 656 *A*, 655 *B au*) werden immer mächtiger und verleihen dem Cephalopodenembryo in den bereits besprochenen, sowie besonders in den folgenden Stadien ein höchst charakteristisches Aussehen (Fig. 657 und 658). Nur ein Theil dieser mächtigen Vorragungen des Körpers liefert die Augen selbst, welche zunächst in Form einer Einsenkung an ihnen auftreten (Fig. 656 *B*). Diese schliesst sich später, worauf eine abermalige Einsenkung über der schon gebildeten (primären) Augenblase stattfindet und nach innen die Linse abgeschieden wird (man vgl. hierzu Fig. 682 und 683 pag. 1150).

Die bisher besprochenen Bildungsvorgänge vollziehen sich nur an einem beschränkten Theil des Eis, denn die Embryonalanlage, welche sich früher über einen grösseren Theil des Eis erstreckte (Fig. 655), hat sich mehr gegen den animalen Pol zurückgezogen. Dadurch kommt eine von jeglichen Organanlagen freie Parthie zu Stande, welche nur von Dottermasse gebildet und von einigen zelligen Häuten umschlossen wird (Fig. 673, pag. 1136). Dies ist der Dottersack, der in späteren Stadien noch weit deutlicher hervortritt, indem der Embryo sich durch eine Art Einschnürung gegen ihn absetzt (Fig. 657—659). Der Dottersack vermag sich zu contrahiren (Koelliker, Metschnikoff) und führt nach Ray-Lankester rhythmische Bewegungen aus, was jedenfalls dadurch möglich ist, dass seine Hülle nicht, wie man meist glaubte, nur aus einer ectodermalen und einer entodermalen Zellenlage (dem „Dotterepithel“) besteht, sondern dass sich vielmehr zwischen beide eine Schicht mesodermaler Zellen einschiebt (Fig. 673), die offenbar contractile Elemente enthält. Diese Mesodermschicht, deren Vorhandensein wir ausser bei Loligo auch noch bei einer Anzahl anderer Cephalopoden (Sepia, Sepiola, Octopus, Argonauta) durch die Untersuchung von Schnitten feststellten, erscheint bei den Formen mit kleinerem Dottersack nur unbedeutend entwickelt, erlangt dagegen bei einem mächtigen Dottersack, wie ihn z. B. Sepia besitzt, eine stärkere Ausbildung, und man sieht hier lang gestreckte faserartige Zellen mehrfach über einander liegen.

Es scheint, dass durch die Contractionen des Dottersackes dessen Inhalt ins Innere des Embryos befördert wird. Die Verbindung des letzteren mit dem Dottersack ist derart, dass dieser bis tief in die Embryonalanlage hineinreicht (Fig. 672 und 673 pag. 1135). Man unterscheidet deshalb einen äusseren und einen inneren Dottersack, welch letzterer sich bis zum Mantel und in die Augenwülste hinein erstreckt. Er ist auch hier von dem „Dotterepithel“ umschlossen und steht nicht, wie man vermuthen sollte, mit dem Darmkanal des Embryos in directer Communication, so dass also die Verwerthung der Dottersubstanz für den Embryo nur durch Vermittlung des Dotterepithels erfolgen kann. Durch die weite Erstreckung des Dottersackes in den Embryo ist die Berührungsfläche zwischen beiden eine sehr grosse und dadurch wird die Absorption des Dotters ohne directe Communication mit dem Darm und ohne Vermittelung besonderer Gefässe erklärlich. Der ganze Embryo (inclusive Dottersack) nimmt während der Entwicklung an Umfang zu, so dass spätere Stadien die früheren in der Grösse übertreffen.

Obwohl man durch die mächtige Entwicklung eines äusseren Dottersackes auf den ersten Blick an die bei den Wirbelthieren herrschenden Zustände erinnert wird, so liegen doch bei den Cephalopoden die Verhältnisse insofern anders, als der Dottersack, wie erwähnt, hier einer

directen Verbindung mit dem Darm entbehrt. Ausserdem scheinen dem Dottersack besondere Gefässe zu fehlen, wie schon erwähnt wurde, und er tritt dafür tief in den Embryonalkörper hinein. Uebrigens nimmt der Dottersack auch bei den Cephalopoden eine ventrale Lagerung ein, denn seine Lage am vorderen Körperende, umgeben von den Armen, ist nur eine scheinbare. In Wirklichkeit liegt er ventral (zwischen Mund und After) und eine Vergleichung der Fig. 656 *B* und *D* sowie Fig. 673 pag. 1036 lässt erkennen, dass der Mund an der einen (vorderen), der After an der entgegengesetzten (hinteren) Seite des Dottersackes gelegen ist.

Bezüglich der Entstehung des Mundes und Afters wurde von dem ersteren bereits weiter oben (pag. 1111) erwähnt, dass er schon in früh embryonaler Zeit zur Anlage kommt (Fig. 656 *B*). Erst später tritt der After auf, der sich inmitten einer leichten Erhebung (der Afterpapille) einsenkt (Fig. 656 *D*), und von welchem aus der hintere Theil des Darmes gegen den Mantel hin zieht, was sich auch äusserlich durch eine leichte Erhebung der Oberfläche zu erkennen gibt (Fig. 657 und 658).

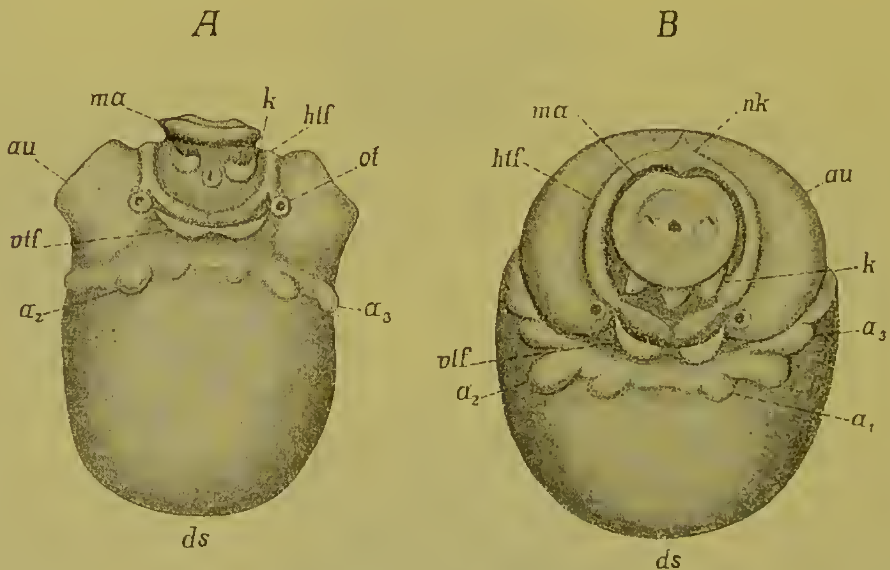


Fig. 657. *A* und *B* zwei Stadien aus der Entwicklung von Loligo vulgaris (Original).

A von der After- oder Triehterseite, *B* schräg von oben gesehen. Für *B* gilt Aehnliches wie für Fig. 656 *D*.

a_1—a_3 Erstes bis drittes Armpaar, *au* Augenwulst, *ds* Dottersack, *htf* hintere Triehterfalte, *k* Kiemen, *ma* Mantel (darauf als zwei Höeker die Anlagen der Flossen), *nk* Nackenknorpel, *ot* Otoeysten, *vtf* vordere Triehterfalte.

Man erkennt noch den Ringwulst, aus dem sieh die Armanlageu erheben, zumal in *A*. In *B* gehört demselben das erst als längliehe Erhebung angedeutete Armpaar (hinter a_3 gelegen) noeh an. Die Triehterfalten (*vtf* und *htf*) stossen in der ventralen Mittellinie zusammen. Zwisehen den beiden Kiemen (*k*) liegt die unpaare Afterpapille; auf dem Mantel die beiden höckerförmigen Flossenaulagen (vgl. 658 *fl*).

In der Gegend des Mundes, von dessen beiden Winkeln ausgehend, bis zur Augengrube, und vor dieser vorüberlaufend, zieht sich nach Brooks beim Embryo von Loligo pealii, welcher sich ungefähr auf einem Stadium zwischen Fig. 656 *B* und *C* befindet, je eine Reihe von Wimpern hin, welche Brooks mit dem Velum, d. h. dem präoralen Wimperkranz anderer Molluskenlarven vergleicht. Man müsste dann eine Parthie, welche ungefähr die Augen und die nur sehr beschränkte

zwischen denselben gelegene Gegend in sich fasst, als präoralen Theil des Körpers ansehen.

Von den Veränderungen, welche sich an der Dorsalseite des Embryos vollziehen, sind die Umgestaltungen des Mantels für seine äussere Form besonders massgebend. Die anfangs sehr weite Grube der Schalendrüse (Fig. 656 *sd*) verengert sich mit der Zeit, um in späteren Stadien nur noch in Form einer wenig umfangreichen Oeffnung sichtbar zu sein (Fig. 657 *B*) und endlich völlig zum Schluss zu gelangen. Die äussere Oeffnung der sich mehr und mehr vertiefenden Grube ist von einer Art Ringwall umgeben, da sich weiterhin die Oberfläche wieder etwas, aber nicht sehr beträchtlich einsenkt (Fig. 656 *D*). Die etwa rautenförmige Wulstung (*m*), welche diese flache Einsenkung umgibt, repräsentirt die Randparthie des Mantels, der sich nunmehr vom übrigen Körper abzuheben beginnt. In einem wenig späteren Stadium (Fig. 657 *A*) sieht man, wie die Mantelanlage durch Aufwulstung ihres Randes zur Sonderung gelangt. Jene umfangreiche Einsenkung in der Umgebung des Ringwalles gleicht sich wieder aus und rundet sich ab, wie der Umfang des Mantels selbst (Fig. 657 *B*). Auf ihr machen sich bereits zwei spitz zulaufende Höcker, die Anlagen der Flossen, geltend (Fig. 657 *A* und *B*).

Auch in der Umgebung des Mantels hat sich insofern an der Dorsalseite eine Veränderung vollzogen, als die hinteren Trichterfalten mehr gegen die Mittellinie vorgerückt sind und dort an einer Art Platte endigen, welche der Anlage des Nackenknorpels entspricht (Fig. 657 *B*). Damit geben sich die hinteren Trichterfalten bereits als die breiten Muskelbänder (die sogenannten Halsmuskel) zu erkennen, welche noch beim ausgebildeten Thier als seitliche Fortsetzungen des Trichters erscheinen. Sie ziehen nach dem Nackenknorpel hin und heften sich an diesen an.

Um gleich hier die weitere Ausbildung des Trichters zu betrachten, so ist dieselbe im Wesentlichen durch die Umgestaltung der seinen Haupttheil bildenden vorderen Falten bedingt. Diese, welche sich schon bald viel stärker als die hinteren Falten erheben, vereinigen sich in der ventralen Mittellinie (Fig. 656—657). Zuerst bilden sie zusammen nur eine leicht geschwungene Bogenlinie (Fig. 657 *A*), bald neigen sich aber ihre lateralen Enden mehr nach hinten (Fig. 657 *B*) und bei gleichzeitiger stärkerer Aufwulstung der Falten sieht man jetzt die spätere Gestalt des Trichters bereits angedeutet (Fig. 658 *A* und *B*). Dabei erfahren die hinteren Trichterfalten eine Modification ihrer Gestalt, indem sie jetzt an der Stelle, wo die vorderen Falten an sie anstossen, wie gegabelt erscheinen (Fig. 658 *A*). Dies kommt daher, dass an dieser Stelle eine neue gegen den Mantel hin fortschreitende Falte auftrat. Sie ist jedenfalls wie ein Theil der übrigen Faltungen ein Ausdruck starker Wucherungen des mesodermalen Gewebes und stellt einen Theil der Retractoren des Trichters (Musc. depressores infundibuli) dar.

Beim ausgebildeten Thier heften sich diese Muskeln seitlich an den Trichter an und ziehen theilweise weiter nach vorn, um ihre Endigung im Innern des Trichters und an dessen dorsaler Parthie zu finden. Vielleicht ist dies bereits beim Embryo (Fig. 657 und 658) durch den Verlauf der vorderen Falten angedeutet, doch konnten wir bisher über das Schicksal dieser erhabenen, an die hinteren Trichterfalten sich nach vorn anschliessenden Parthien noch keine genauere Untersuchung anstellen, so dass wir gewisse Vermuthungen über ihre Bedeutung zurückhalten.

Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass nicht nur eine Vereinigung der beiderseitigen vorderen Trichterfalten zu einem gemeinsamen Gebilde stattfindet, sondern dass auch die hinteren Falten mit den vorderen verschmelzen. An der Vereinigungsstelle der vorderen und hinteren Falten erscheinen die letzteren nunmehr als eine blosse Fortsetzung der ersteren nach hinten (Fig. 658 und 659). Durch diesen Vorgang und die gleichzeitig erfolgende Verbreiterung der vorderen Falten hat sich der Trichter schon sehr stark seiner definitiven Gestalt genähert (Fig. 659). Die beiden vorderen Falten legen sich bereits mit ihren freien Rändern an einander, doch verschmelzen diese noch nicht (Fig. 681 *tr*, und Fig. 683 ff., pag. 1149), und der Trichter steht somit auf einem Stadium, wie es bei Nautilus zeitlebens erhalten bleibt. Bei dieser uralten Cephalopodenform besteht der Trichter thatsächlich aus zwei Halbröhren, deren Ränder sich über einander legen.

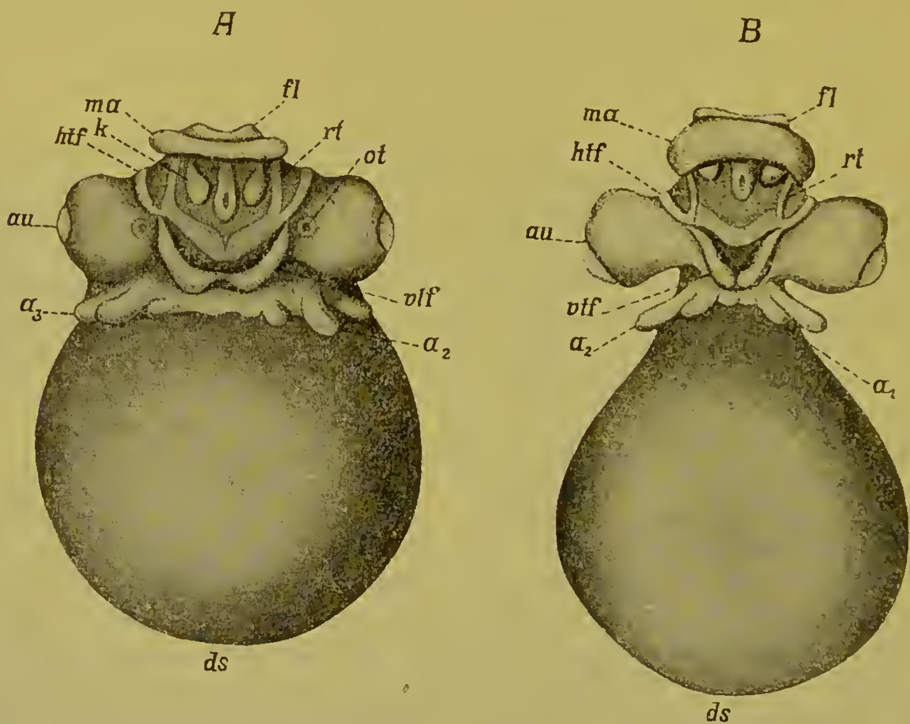


Fig. 658. *A* und *B* zwei Embryonen von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).

a_1—a_3 Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen ,*ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *vtf* vordere Trichterfalten. Zwischen den beiden Kiemen (*k*) die Afterpapille.

Mit der weiteren Entwicklung verschmelzen beide Halbrohre des Trichters in der Mittellinie (Fig. 660 *A*), doch bleibt dabei die Ausströmungsöffnung erhalten, welche in einem früheren Stadium (Fig. 659) bereits zu erkennen war. Damit ist die Bildung des Trichters der Hauptsache nach vollendet. Von den Seiten ziehen die hinteren Trichterfalten zum Nackenknorpel (Fig. 660 *A* und *B*, *hm*). Sie stellen die jetzt immer breiter werdenden sog. Halsmuskeln (Musculi collares) dar, welche zusammen mit den nach hinten, direct gegen den Mantel verlaufenden Retractoren (*rt*, Fig. 660 *A*) eine Art von seitlichen Kammern

bilden, die mit dem mittleren (eigentlichen) Trichterraum nicht communiciren. Im vorderen Theil des Trichters tritt an der dorsalen, d. h. an der dem Körper anliegenden Wand, nach Brooks als unpaare Falte, die Trichterklappe auf.

Während sich die geschilderten Veränderungen des Trichters vollzogen, hat auch der Mantel verschiedentliche Modificationen seiner Gestalt erfahren. Indem sich sein Rand mehr vorwulstet und vom Körper abhebt, sitzt der Mantel jetzt als ein mützenförmiges Gebilde dem Körperende auf (Fig. 658 *ma*). Durch Vorwachsen des nunmehr überhängenden Mantelrandes wird die Mantelhöhle gebildet, und in sie werden die Kiemen einbezogen, welche gegen früher ihre Gestalt nicht wesentlich geändert haben (Fig. 658 *k*). Die weitere Ausgestaltung des Mantels besteht hauptsächlich in einer Vergrösserung desselben (Fig. 658—661). Die Flossen am oberen Ende nehmen ebenfalls an Grösse zu. Die Augenwülste haben einen mächtigen Umfang erreicht. Es wurde bereits hervorgehoben, dass dadurch dem Embryo ein besonders charakteristisches Aussehen verliehen wird, was auch noch für spätere Stadien gilt (Fig. 660 *A* und *B*).

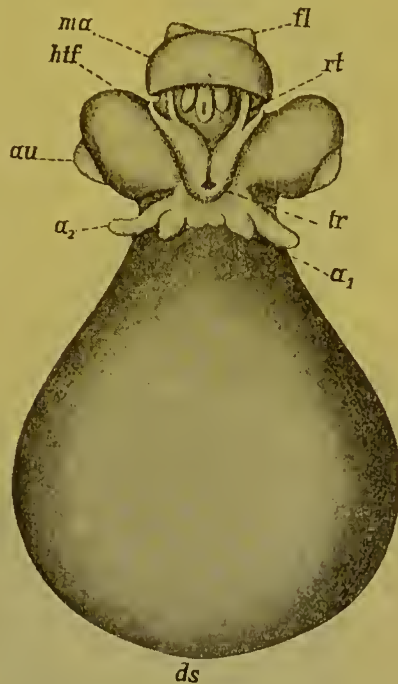


Fig. 659. Aelterer Embryo von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).
tr Trichter. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 658. Zum Theil unter dem überhängenden Mantelrand verborgen, liegen die Kiemen; zwischen ihnen die Afterpapille.

Die Entstehung der Arme wurde bisher nur in ihrem Anfangsstadium betrachtet (pag. 1111). Aus dem Ringwulst, welcher den ganzen Embryo an der Grenze zwischen Embryonalanlage und Dottersack umzieht (Fig. 656 *B*, *ar*), differenziren sich die einzelnen Erhebungen, welche die Arme darstellen, in der Weise, dass sie zunächst als längliche Wulstungen erscheinen, die bald eine knopfförmige Gestalt annehmen (Fig. 656 *B—D*). Zuerst werden die beiden dem Trichter am nächsten liegenden Armpaare deutlich, von denen aber das zweite Paar sich gegenüber dem ersten und den folgenden durch eine stärkere Entwicklung auszeichnet, die es auch später beibehält. Diesem Armpaar (den Fangarmen) folgt schon sehr bald ein drittes (Fig. 656 *C* und *D*). Wenn die drei ersten Paare schon deutlich als knopfförmige Erhebungen differenzirt sind, erscheinen die beiden anderen dem Mund zunächst gelegenen Paare noch als quere Wulstungen. Von ihnen wird dann zunächst das vierte, sodann das fünfte Paar deutlich [1]). Mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos wachsen die Arme in die Länge, und die

[1]) Wenn wir hier von einem 1. bis 5. Armpaar sprechen, so betrifft dies die Reihenfolge ihres Auftretens in der Embryonalentwicklung, nicht die hergebrachte und, so weit wir sehen können, durch keine gewichtigen Gründe gestützte Zählweise, wonach umgekehrt das am weitesten dorsal gelegene Armpaar als das erste, das am weitesten ventral gelegene als das vierte und das Paar der Fangarme besonders gezählt

Saugnäpfe treten an ihnen auf. Die Gestaltveränderung, welche der Embryo bei seinem Abheben vom Dotter erfährt, bedingen auch Lageveränderungen der Arme, welche von der Trichterseite mehr gegen die Mundseite hin verschoben werden (Fig. 657—660).

Bei Loligo pealii theilen sich die früher erwähnten Armanlagen (Fig. 655 *ar*) in drei Armpaare und erst wenn diese differenzirt sind, tritt das dem Trichter zunächst gelegene Armpaar auf (Brooks). Das fünfte Paar scheint erst sehr spät gebildet zu werden. Aehnlich sollen die Verhältnisse bei Grenacher's Cephalopodenembryo liegen (pag. 1126).

Von den Armen zeigt das zweite Paar, die Fangarme, ein besonders rasches Wachsthum. Sie lassen durch ihre starke Ausbildung das erste Armpaar und auch die anderen weit hinter sich zurück (Fig. 659—661); im Uebrigen ist aber keine Besonderheit in ihrer Anlage zu erkennen, soweit dies bei äusserer Untersuchung festzustellen war. Dies entspricht dem Verhalten, wie es andere, jedenfalls ursprünglichere Decapoden

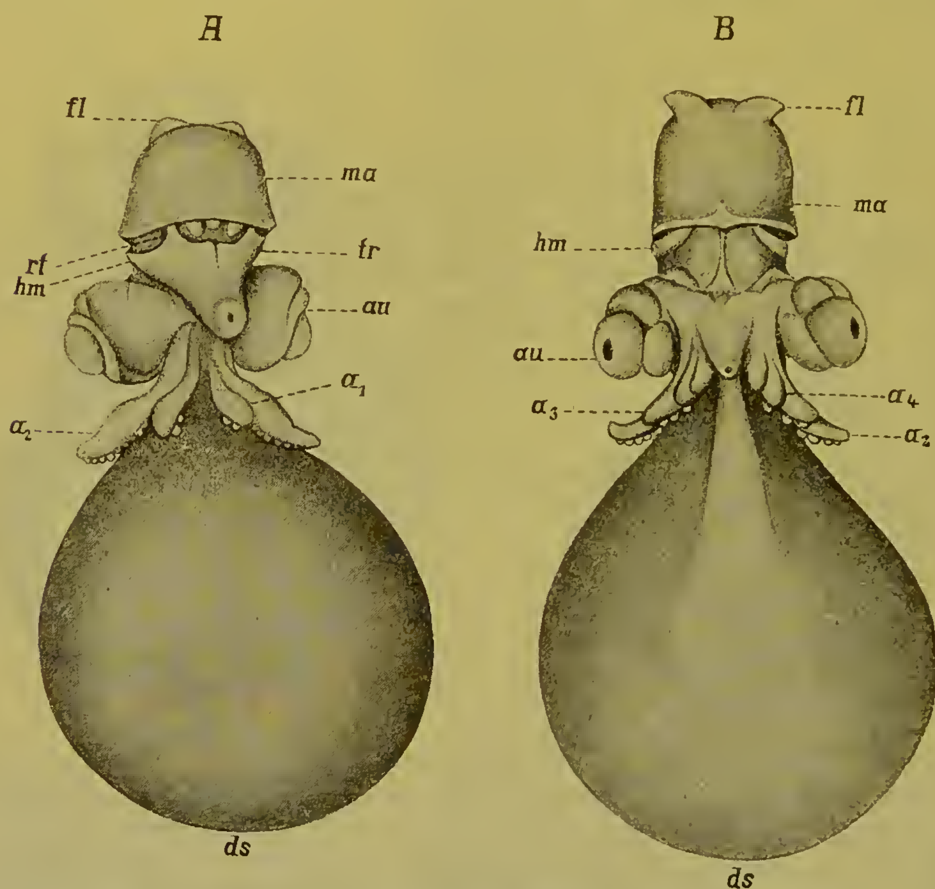


Fig. 660. *A* und *B* zwei ältere Embryonen von Loligo vulgaris, *A* von der Trichterseite, *B* von der Mundseite gesehen (Original).

a_1—a_4 Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *hm* Halsmuskel, *ma* Mantel, *rt* Retractor des Trichters (*tr*).

In *A* ragen unter dem Mantel die Kiemen und zwischen ihnen die Afterpapille vor.

(Ommastrephes) im ausgebildeten Zustande zeigen. Erst später beim ausschlüpfenden Embryo zeichnen sich die Fangarme dadurch aus, dass ihr basaler Theil von Saugnäpfen frei ist und in einer Vertiefung

---

wird; letzteres offenbar seiner abweichenden Ausbildung wegen, die ihm eine besondere Stellung zu verleihen schien.

steht. Während in jüngeren und auch noch in älteren Embryonalstadien (Fig. 660 *A* und *B*) fünf Armpaare leicht zu bemerken sind, bleibt das fünfte dann in der Ausbildung stark zurück, so dass es in späteren Stadien, z. B. in dem der Fig. 661, nur in Form zweier sehr kleiner Zäpfchen vorhanden und etwas schwierig zu erkennen ist. Dies Verhalten hatte wohl zu der Vermuthung geführt, dass beim Embryo nur vier Armpaare angelegt und das fünfte erst später gebildet würde.

Wie der Dottersack eine ventrale Lage (zwischen Mund und After) einnimmt, so muss auch den ihn umgebenden Armen eine solche zugeschrieben werden. Es geht dies zumal aus den jüngeren Stadien (Fig. 656 *B—D*) deutlich hervor, obwohl auch ältere Embryonen (Fig. 660 *A* und *B*) ähnliche Verhältnisse erkennen lassen. Der Mund liegt hier noch immer ausserhalb des Armkreises, wird aber bald in diesen hineinrücken (Fig. 660 *B*) oder besser, er wird von den dorsal vorrückenden Armen umwachsen. Dies geschieht gleichzeitig mit der nunmehr eintretenden Rückbildung des Dottersackes. Der Mund liegt dann schliesslich da, wo sich jetzt der Dottersack befindet, d. h. umgeben von den Armen, eine Lage, welche er bekanntlich auch beim ausgebildeten Thier besitzt.

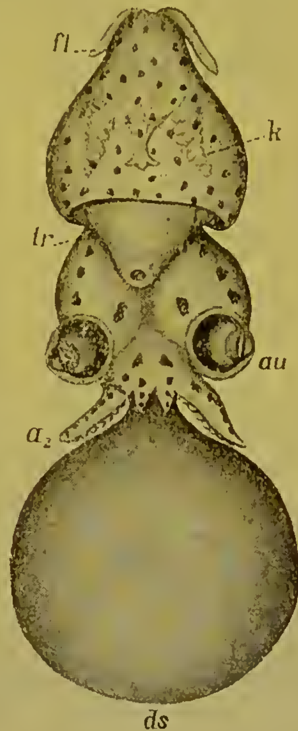


Fig. 661. Aelterer Embryo von Loligo vulgaris, von der Trichterseite gesehen (Original).

a_2 zweites Armpaar, dazwischen das erste Armpaar, *au* Augen, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *k* Kiemen, dazwischen die Afterpapille, *tr* Trichter.

Der Embryo ist bereits mit Chromatophoren bedeckt.

Mit der eintretenden Reduction des Dottersackes, d. h. in den letzten Stadien der Entwicklung, nähert sich der Embryo immer mehr der Gestaltung des ausgebildeten Thieres (Fig. 661). Noch sind die Arme ziemlich klein, die Augen erinnern noch etwas an ihren früher so mächtigen Umfang, Trichter, Mantel, Kiemen und Analpapille nähern sich aber schon stark ihrer definitiven Gestaltung. Die Chromatophoren sind bereits gebildet, was dem Embryo ebenfalls schon ein charakteristisches, dem definitiven Zustand näheres Ansehen verleiht. Die Chromatophoren treten zuerst am Mantel und zwar an dessen hinterer (posterodorsalen) Seite auf und werden etwas später auch an den Armen und am Kopfe gefunden. Wenn der Embryo das Ei verlässt, ist der äussere Dottersack schon grösstentheils geschwunden.

b. Octopus.

Obwohl Octopus im System weit von Loligo entfernt steht, so verläuft die Entwicklung doch in sehr übereinstimmender Weise mit derjenigen der letzteren Form. Die Embryonalanlage erstreckt sich anfangs über einen grösseren Theil des Eies und zieht sich später wieder mehr nach dem animalen Pol zurück, ähnlich wie dies für Loligo dargestellt wurde. Sehr frühzeitig, wenn das Blastoderm den Dotter noch nicht umwachsen hat, erscheint als Einsenkung am animalen Pol die Schalendrüse. Es ist dies deshalb von besonderem Interesse, weil Octopus wie die übrigen achtarmigen Tintenfische (vielleicht mit Aus-

nahme von Cirroteuthis?) keine innere Schale besitzen. Die Schalendrüse hat also hier die Bedeutung eines rudimentären Organs. In etwas späteren Stadien, wenn die äusseren Organe zur Anlage kommen, erkennt man sie als deutliche Einsenkung inmitten der Mantelanlage. und auch später ist sie noch wahrzunehmen (Fig. 662 *A*). Nach RAY LANKESTER's Beobachtung soll sie schwinden, ohne zum Schluss gekommen zu sein.

Schon etwas früher als auf dem in Fig. 662 *A* dargestellten Stadium tritt am Mantel ein Paar kleiner Höcker auf, welche in Gestalt und Lage durchaus den bei Loligo beschriebenen Flossen gleichen (Fig. 657, pag. 1114); überhaupt ist das Bild, welches die Mantelanlage von Octopus in jüngeren Stadien bietet, derjenigen von Loligo ganz ähnlich. Die Höcker erhalten sich einige Zeit; in den Figuren 662 *A* und *B* sind sie zu erkennen, auch in späteren Stadien sind sie noch vorhanden, doch verlieren sie schliesslich an Umfang und schwinden am Ende ganz. Wir können diese Höcker für nichts Anderes als ein Paar rudimentärer Flossen ansehen, und betrachten sie als einen Hinweis darauf, dass die Octopoden ursprünglich Flossen trugen, wie die Decapoden. Dadurch erhält die an und für sich schon wahrscheinliche Auffassung eine weitere Stütze, welche die Octopoden für abgeleitete und die Decapoden für ursprüngliche Formen ansieht. Die Vermuthung über die Natur jener Höcker wird dadurch gestützt, dass bei einigen Octopoden noch im ausgebildeten Zustande Flossen vorkommen (Octopus membranaceus, Pinnoctopus, Cirroteuthis).

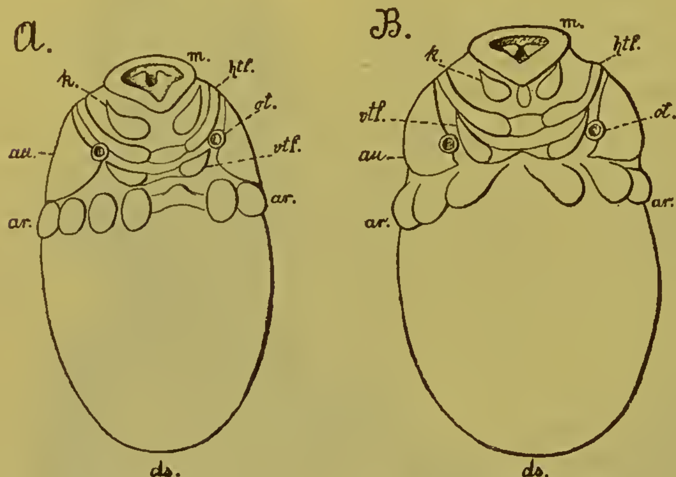


Fig. 662. *A* und *B* zwei Embryonen von Octopus vulgaris in verschiedenen Altersstadien, von der Trichterseite gesehen (Original).

ar Arme, *au* Augenwülste, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *m* Mantel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalten.

Sehr früh tritt die Mundöffnung bei Octopus auf, die sich bald zu einer halbmondförmigen, einen Wulst umgebenden Rinne gestaltet. Das Erscheinen der auf der ventralen Seite gelegenen Organanlagen erinnert ganz an die von Loligo geschilderten Verhältnisse und wird am besten durch einen Blick auf die Figuren 662 *A* und *B*, sowie durch deren Vergleichung mit den Abbildungen der Loligo-Embryonen Fig. 657 und 658 erläutert.

Von Wichtigkeit dürfte es sein, dass die Bildung des Trichters bei den Octopoden in der gleichen complicirten Weise verläuft, wie dies für Loligo geschildert wurde und wie es auch bei anderen Decapoden der Fall ist. Es tritt eine paarige hintere Trichterfalte auf, die sich im Laufe der Entwicklung mit einer ebenfalls paarigen vorderen Falte zur Bildung des Trichters und der Seitentheile desselben vereinigt (Fig. 662 und 663 *htf*, *vtf* und *rt*).

Auffällig ist bei einer Vergleichung der Entwicklung von Loligo und Octopus, dass einzelne Organe der letzten Form schon sehr früh auftreten,

ohne sich dann in entsprechend rascher Weise weiter zu entwickeln, so dass sie gegenüber später aufgetretenen Organen in der Ausbildung zurückstehen. Diese Erscheinung hat auch schon BROOKS (No. 7) im Vergleich der von ihm untersuchten Form, Loligo pealii, mit GRENACHER's Cephalopoden-Embryonen hervorgehoben. So werden bei Octopus die Arme zeitig angelegt und sind schon früher als in dem Fig. 662 *A* dargestellten Stadium vollzählig vorhanden, bilden sich aber dann nur langsam weiter aus. Bezüglich der Reihenfolge, in welcher die Arme auftreten, schien es uns, als ob sie dieselbe wie bei Loligo sei, d. h. von der Trichteranlage aus gegen den Mund hin fortschritte. Zwei Armpaare erscheinen als flache Wülste vor den Augenhöckern; zu ihnen gesellt sich schon sehr bald ein drittes und viertes Paar, von denen das letztere, d. h. das in der Nähe des Mundes und beim ausgebildeten Thier am meisten dorsal gelegene Paar immer das am schwächsten ausgeprägte ist. Uebrigens treten die Armpaare sehr rasch nach einander deutlich hervor, und wir möchten die obigen Angaben zunächst nur mit einer gewissen Reserve machen.

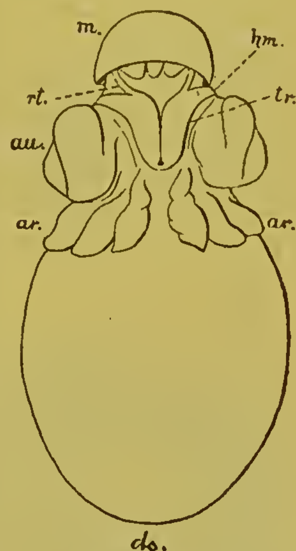


Fig. 663. Aelterer Embryo von Octopus, von der Trichterseite gesehen (Original).
ar Arme, *au* Augenwülste, *hm* Halsmuskel, *m* Mantel, *rt* Retractormuskel des Trichters (*tr*).

An der Entwicklung von Octopus interessirt uns besonders die Thatsache, dass der Dottersack gegenüber der mächtigen Entwicklung, welche er bei Loligo besitzt, schon etwas mehr zurücktritt, wie ein Vergleich der Figuren 662 und 663 mit den Fig. 658 und 659, pag. 1116 ohne Weiteres erkennen lässt. In früheren Stadien ist diese Differenz nicht so bedeutend. Später wird sie dagegen noch stärker. An und für sich würde diese verhältnissmässig geringe Differenz in der Entwicklung von Octopus kaum bemerkenswerth sein, wenn sie nicht den Uebergang zu denjenigen Formen bildete, welche eine noch schwächere Entwicklung des Dottersackes zeigen (Argonauta), bezw. bei denen derselbe fast gänzlich fehlt (GRENACHER's Cephalopode).

c. Argonauta.

Auch die Entwicklung von Argonauta zeigt mit derjenigen der bisher betrachteten Formen eine grosse Uebereinstimmung. Von besonderem Interesse ist hier, dass eine Schalendrüse in frühen Embryonalstadien auftritt und längere Zeit erhalten bleibt, obwohl die definitive Schale nicht in ihr gebildet wird, sondern eine abweichende Entstehungsweise und Bedeutung hat, wie später gezeigt werden soll (pag. 1146). Die Schalendrüse soll sich, wie die von Octopus, allmählich wieder ausgleichen (RAY LANKESTER No. 29, USSOW No. 44, pag. 352) und die Schale der Argonauta wird nicht während des Embryonallebens, sondern erst später gebildet, wie schon KÖLLIKER gegenüber anderslautenden Angaben hervorhob (No. 24, 1 und 9).

Die Embryonen von Argonauta besitzen in den verschiedenen Stadien grosse Aehnlichkeit bezüglich der Anlage der einzelnen Organe mit den schon früher betrachteten Cephalopoden (man vergleiche z. B.

das in Fig. 664 abgebildete spätere Stadium mit den ungefähr entsprechenden Altersstufen der Embryonen von Octopus und Loligo Fig. 663 und 659), nur bedingt der geringe Umfang des Dottersackes, wie es scheint, eine mehr gedrungene Form des Embryos.

Während die Embryonalanlage sich zuerst über einen grösseren Theil des Eies erstreckt, ähnlich wie bei Loligo, concentrirt sie sich später mehr, zieht sich nach dem animalen Pol zurück und hebt sich vom Dotter ab, so dass ein äusserer Dottersack zu Stande kommt, der aber bei Weitem nicht so voluminös ist als in den früher betrachteten Fällen (Fig. 664). Mit fortschreitender Entwicklung tritt er bald noch mehr zurück, und bei reifen Embryonen, welche dem Ei entschlüpfen, ist er spurlos verschwunden (Kölliker).



Fig. 664. Embryo von Argonauta argo mit noch nicht völlig ausgebildetem Trichter (Original).
ar Arme, *au* Augen, *ds* Dottersack, *hm* Halsmuskel, *m* Mantel, *tr* Trichter.

Die Differenzen in Grösse und Körpergestalt, welche die beiden Geschlechter von Argonauta zeigen, kommen jedenfalls erst während des postembryonalen Lebens zum Ausdruck. An der Menge von Embryonen, welche wir untersuchten, konnten wir keine derartigen Differenzen wahrnehmen[1]). Das Gleiche gilt für den sehr auffällig gestalteten Hectocotylusarm der Männchen, welcher übrigens auch bei anderen Cephalopoden die ihm zukommende Differenzirung erst während deren allmählichem Heranwachsen zum geschlechtsreifen Thier erlangen. Reife Embryonen von Octopus, Loligo und Sepia lassen nichts davon erkennen, was übrigens nicht zu verwundern ist, da die Arme noch weit von ihrer völligen Ausbildung entfernt sind.

B. Entwicklung ohne eigentlichen Dottersack.

An die zuletzt besprochenen Formen schliesst sich am besten die Entwicklung des von Grenacher (No. 14) beobachteten Cephalopoden an, dessen Zugehörigkeit bisher nicht sicher erwiesen werden konnte. Wahrscheinlich gehört er aber der grösseren Abtheilung der Oigopsiden und unter diesen den Teuthiden zu; man glaubt, dass man es mit einer Ommastrephes ähnlichen Form zu thun habe (Steenstrup, No. 42 und Anmerkung pag. 1095). Die Eier sind im Gegensatz zu den bisher betrachteten Formen kugelig und zeichnen sich durch die purpurviolette Färbung des Dotters aus, der sonst gelblich gefärbt zu sein pflegt. Sie sind klein, etwa 1 mm im Durchmesser, also wohl noch weniger umfangreich als die von Argonauta. Dies ist ein auffälliger Umstand, da, nach der Masse des Laiches und der Anzahl der in ihm enthaltenen Eier (pag. 1095) zu urtheilen, der betreffende Cephalo-

[1]) Die Zahl der von einem Argonautaweibchen abgelegten Eier ist eine sehr grosse, so dass man in den in der Schale sich vorfindenden Eiertrauben eine bedeutende Menge von Embryonen zur Verfügung hat. Die uns vorliegenden Eier stammten von verschiedenen Weibchen, zeigten differente Entwicklungsstadien, und wenn wir auch keine völlig reifen Embryonen fanden, so dürfte aus den späten Stadien der oben gezogene Schluss doch mit Recht abzuleiten sein.

pode höchst wahrscheinlich ein grösseres Thier ist. Der geringere Umfang der Eier, bezw. die geringere Menge von Nahrungsdotter in denselben, bietet somit schon einen Hinweis auf den Entwicklungsmodus dieser Form, welcher durch das fast gänzliche Fehlen des äusseren Dottersackes gekennzeichnet ist.

Da man es in dem Grenacher'schen Cephalopoden, wie es scheint, mit einer verhältnissmässig primitiveren Form zu thun hat, so lag die Vermuthung nahe, auch die geringe Dottermenge des Eies möchte als ursprüngliches Verhalten aufzufassen sein. So lange man die ersten Entwicklungsvorgänge nicht kennt, lässt sich darüber Bestimmtes nicht aussagen, aber im Ganzen besitzt die Entwicklung dieser Form, wie gezeigt werden soll, so grosse Uebereinstimmung mit den übrigen Cephalopoden, dass man eher an ein Zurücktreten des Dottersackes denken möchte, der im Uebrigen so wie das höchst dotterreiche Ei für die Cephalopoden charakteristisch ist. Wir möchten auch das frühe Erscheinen der sonst erst spät auftretenden Chromatophoren (vgl. weiter unten) für eine secundäre Erscheinung halten. Wenn auch die Oigopsiden unter den lebenden Cephalopoden (Nautilus und Spirula ausgenommen) recht ursprüngliche Formen darstellen, so erscheinen sie doch schon sehr abgeleitet, wenn wir die fossilen Cephalopoden in Betracht ziehen. Von ihnen bis zurück zu Formen mit gekammerter Schale ist ein weiter Weg, und doch besitzt schon Nautilus grosse dotterreiche Eier, wie die Untersuchung des Ovariums zeigte. (Owen No. 33.)

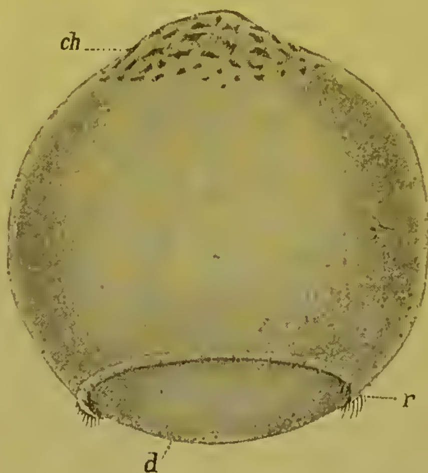


Fig. 665. Junger Embryo des Grenacherschen Cephalopoden im Stadium der Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm (nach Grenacher).
ch Chromatophoren, *d* Dotter, *r* Rand des Blastoderms.

Die erste Entwicklung scheint, soviel davon bekannt ist, in ähnlicher Weise zu verlaufen wie bei den übrigen Cephalopoden. Es wird ein Blastoderm gebildet, welches aber hier schon sehr früh den Dotter umwächst. Noch ehe deutliche Organanlagen am Blastoderm zu erkennen sind, ist es bereits bis nahe an den vegetativen Pol vorgewachsen und lässt nur noch einen geringen Theil des Dotters frei (Fig. 665). Der vorwachsende Rand des Blastoderms ist mit Wimpern besetzt, ohne dass diese Wimperung jedoch zu einer Rotation des Embryos führte. Die erste Andeutung einer Organanlage besteht darin, dass am animalen Pol sternförmige, roth pigmentirte Zellen auftreten, deren Zahl sich bald erheblich vermehrt (Fig. 665 *ch*). Es sind dies die Chromatophoren, welche also hier nicht, wie bei anderen Cephalopoden, erst gegen das Ende der Embryonalentwicklung (Fig. 661), sondern vielmehr ganz zu Anfang derselben gebildet werden; eine überraschende Erscheinung. Sie verbreiten sich bald über das ganze obere Drittheil der Keimhaut, und an dessen Grenze bildet sich nunmehr eine Ringfalte. Dadurch hebt sich die obere pigmentirte Parthie des Embryos als Anlage des Mantels von dem übrigen Körper ab, welcher Vorgang an der posterodorsalen Fläche, d. h. in der Nähe der späteren Aftergrube, beginnt und nach der anterodor-

salen Fläche fortschreitet. Gleichzeitig mit diesen ersten Differenzirungsprozessen geht der anfangs kugelförmige Embryo in eine walzenförmige Gestalt über. Die Figuren 666 *A* und *B* lassen die Anlage des Mantels in späteren Stadien erkennen. Derselbe erscheint dicht mit Chromatophoren bedeckt.

Auffällig ist, dass von Grenacher nichts über das Vorhandensein einer Schalendrüse erwähnt wird, da den Oigopsiden für gewöhnlich eine innere Schale zukommt, und eine Schalendrüse sogar bei denjenigen Cephalopoden auftritt, welche der inneren Schale entbehren (Octopus, Argonauta). Ueberhaupt zeigt die Gegend des animalen Pols bei Grenacher's Cephalopodenembryo eine andere Beschaffenheit als wir es von den bisher betrachteten Cephalopoden kennen lernten, es müsste denn sein, dass die Zwischenstadien der unter ungünstigen Verhältnissen ausgeführten Beobachtung entgangen sind, was nicht unmöglich erscheint. Der Mantel erscheint am Ende abgerundet, und auch die bei Loligo so früh auftretenden Flossen bilden sich hier erst sehr spät aus.

Schon bei einer Loligo sahen wir die Arme unweit vom vegetativen Pol auftreten (Fig. 655 *A*, pag. 1110). Bei dem Grenacher'schen Embryo erscheinen die Anlagen der beiden ersten Armpaare als faltenartige Erhebungen direct am Rande des noch nicht völlig geschlossenen Blastoderms, also ganz in der Nähe des vegetativen Poles, so dass zu dieser Zeit und noch mehr in einem wenig späteren Stadium, wenn die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm vollendet ist, beinahe der gesammte Dotter mit Ausnahme eines kleinen Restes in die Embryonalanlage eingeschlossen ist. Später tritt aber auch hier ein ähnlicher Vorgang auf, wie er bereits von einigen anderen Cephalopoden beschrieben wurde, d. h. die Embryonalanlage zieht sich vom vegetativen Pol etwas zurück (Fig. 666 *A*), welche Erscheinung in jenen Fällen zur Bildung eines Dottersackes führte (Fig. 655 und 656, pag. 1110). Hier ist dieser Vorgang freilich nur in ganz unbedeutendem Maasse vorhanden und lässt deshalb nur eine blosse Andeutung des Dottersackes entstehen (Fig. 666 *A* und *B*, *ds*), der übrigens in späteren Stadien etwas deutlicher hervortritt (Fig. 667 *ds*). Gleichzeitig mit der Bildung dieser dem Dottersack anderer Cephalopoden entsprechenden Wulstung, und durch sie veranlasst, erfährt die noch vorhandene Oeffnung des Blastoderms eine Verlagerung, indem sie von dem vegetativen Pol mehr gegen die sogenannte Nackengegend hingedrängt wird. Hier bezeichnet ein etwas vor der schwindenden Blastodermöffnung gelegenes Wimperfeld (Fig. 666 *w*) noch längere Zeit diese Parthie. Hinter ihr tritt als eine Ectodermeinstülpung die Mundöffnung (*m*) auf.

Bei Betrachtung der Entwicklung von Loligo ist von einem in der Nähe des Mundes gelegenen Wimperfeld die Rede gewesen (pag. 1114). Es liegt nahe, bei der hier in der Mundgegend vorhandenen Bewimperung an diese Bildung zu denken, welche von Brooks mit dem Velum anderer Mollusken verglichen wurde. Eine solche Vergleichung ist jedoch hier nicht gestattet, da dieses Wimperfeld noch vor den Armen gelegen ist, wie aus Fig. 666 *A* und noch besser aus Grenacher's Abbildungen späterer Stadien hervorgeht. Die Bewimperung gehört also der Gegend des Dottersackes an und liegt somit ventral. Bei Loligo findet sie sich dagegen zwischen den Anlagen der Arme und Augen.

Auffällig könnte die Lage der Mundeinstülpung in der Nähe der früheren Blastodermöffnung erscheinen (Fig. 666 *A*), freilich ist diese Lagenbeziehung möglicher Weise eine mehr zufällige, bedingt durch die starke Reduction des Dottersackes. Es soll noch später darauf hingewiesen werden, dass wir geneigt sind, die geringe Entwicklung eines Dottersackes bei dem Grenacher'schen Cephalopoden für eine secundäre Erscheinung zu halten.

Ungefähr zu der Zeit, wenn die Arme angelegt werden, tritt hinter denselben beiderseits am Embryo eine umfangreiche Wulstung, verbunden mit einer darauf befindlichen Einsenkung, auf, die Anlage der Augen (Fig. 666 *A*, *au*). Bald darauf wird auch der Trichter in Form zweier Faltenpaare angelegt. Die vorderen, leicht geschwungenen Falten erscheinen gegen einander geneigt (Fig. 666 *B*). Sie vereinigen sich später in der schon von Loligo beschriebenen Weise mit einander zur Bildung des Trichters (Fig. 667). Die hinteren Falten, welche anfangs von jenen getrennt in der Fortsetzung ihrer Längsrichtung liegen, ver-

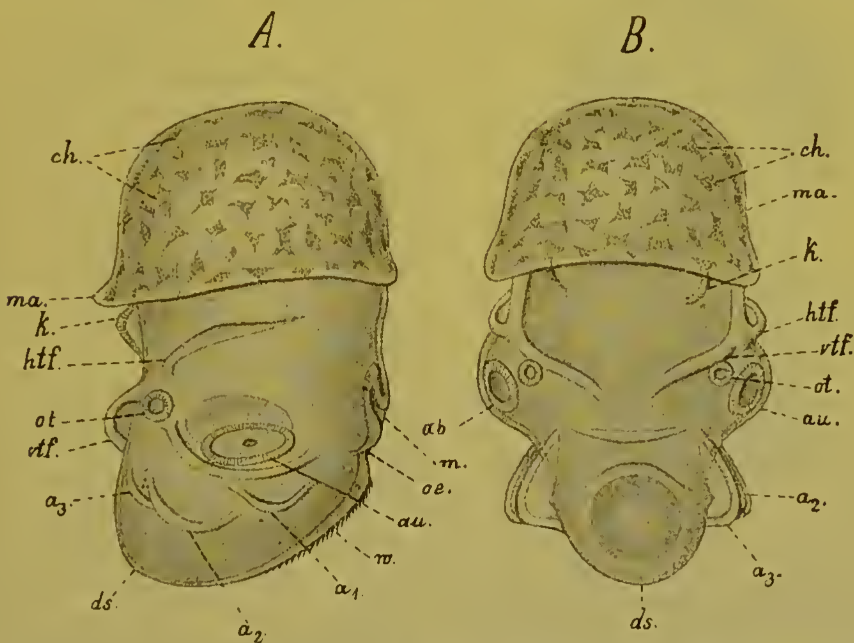


Fig. 666. *A* und *B* zwei Stadien von Grenacher's Cephalopodenembryo. *A* von der Seite, *B* von der ventralen und posterodorsalen Fläche aus gesehen (nach Grenacher).

a_1—a_3 Arme, *au* Augenanlage, *ab* Augenblase, *ch* Chromatophoren, *ds* Dottersack, *htf* hintere Trichterfalte. *k* Kiemenanlagen, *m* Mund, *ma* Mantel, *oe* Oeffnung des Blastoderms, *ot* Otocyste, *vtf* vordere Trichterfalte, *w* Wimperfeld.

schmelzen später mit ihnen und liefern jedenfalls die Seitentheile des Trichters, d. h. die sogenannten Halsmuskel (Fig. 666 *B* und 667). An den Verwachsungsstellen der vorderen und hinteren Falten geht ein Fortsatz nach innen, welcher den Herabzieher des Trichters entstehen lässt. Man sieht also auch hier wieder, dass die Bildungsweise des Trichters bei den verschiedenen Formen eine sehr übereinstimmende ist.

Bezüglich der Bildung der übrigen Organe, wie der Kiemen und des Enddarms, der Otolithenblasen und der Augen genügt es, auf die Figuren 666 und 667 zu verweisen, da diese Gebilde in ähnlicher Weise entstehen und weiter ausgebildet werden, wie dies früher von Loligo dargestellt wurde. Dagegen muss der Arme noch näher gedacht werden,

da sie nach Grenacher's Angabe in etwas anderer Reihenfolge auftreten, als dies bei Loligo vulgaris der Fall ist. Wie erwähnt, wurden in früher Zeit zwei Armpaare bemerkt, doch war es nicht ganz sicher, ob deren nicht bereits drei vorhanden sind, jedenfalls folgt das dritte schon sehr bald. Von den Armpaaren sollen nun die zuerst entstandenen den mehr dorsal gelegenen entsprechen. Daran schliesst sich ein drittes Paar, an dessen Basis ein viertes hervorsprosst, sich gewissermassen von diesem abspaltend. Ein fünftes Paar ist bei diesem Cephalopoden nicht beobachtet worden. Wahrscheinlich kommt es erst später zur Ausbildung.

Wenn Grenacher's Angaben zu Recht bestehen, so würden bei diesem Cephalopoden die Arme in der umgekehrten Reihenfolge hervortreten, als dies bei Loligo und auch Sepia der Fall ist. Gewisse Differenzen ergaben sich auch bei der von Brooks untersuchten Loligo (pag. 1118). Die Lösung dieses Widerspruches muss von einer nochmaligen Untersuchung, vielleicht auch von der verwandter Formen erwartet werden. Wir unterlassen eine Deutung der Arme jener Cephalopodenembryonen, obwohl die differente Grösse der Arme bei den Embryonen von Loligo in jüngeren Stadien (pag. 1117) zu einer solchen auffordern und möglicher Weise ein anderes Resultat bezüglich der Aufeinanderfolge der Arme auch bei den hier in Rede stehenden Embryonen ergeben könnte.

Fig. 667. Aelteres Stadium von Grenacher's Cephalopodenembryo, schräg von der Afterseite gesehen (nach Grenacher).

a After, a_2 und a_3 Anlagen des zweiten und dritten Armpaares; am letzteren die Ausbuchtung sichtbar, welche vielleicht zur Bildung des vierten Armpaares führt, *ab* Augenblase, *au* Augenanlage; *ch* Chromatophoren, *ds* Dottersack, *go* Ganglion opticum, *hm* Hals-(Kragen-)Muskel, Seitentheil des Trichters, *k* Kiemenanlagen, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *tr* Trichter, *wk* „weisser Körper".

Infolge der geringeren Dottermenge erreichen die Embryonen hier schon früh eine grössere Uebereinstimmung der äusseren Körpergestalt mit dem ausgebildeten Thier, als wir sie bei anderen Cephalopoden bemerken. So ist dies z. B. schon im Stadium der Fig. 667 weit mehr der Fall als bei den ungefähr entsprechenden Stadien von Loligo oder Sepia (Fig. 659 pag. 1117 und Fig. 669 *C*. pag. 1130). Durch weiteres Vorwachsen des Mantels, Auftreten der Flossen an demselben, sowie durch den Schluss des Trichters, welcher vom Mantel überwachsen und wie die Kiemen zum Theil in die Mantelhöhle einbezogen wird, nähert sich der Embryo immer mehr seiner definitiven Gestalt. Die auch bei diesem Cephalopodenembryo sehr umfangreichen Augen treten bei gleichzeitiger Ausbildung ihrer Innentheile im äusseren Umfang mehr zurück. Die Arme wachsen und bedecken sich mit Saugnäpfen. Der zwischen ihnen gelegene Wulst (äussere Dottersack) schwindet allmählich, und der innere Dottersack, welcher auch hier einen grossen Theil des Embryos erfüllt, wird allmählich, aber sehr langsam, resorbirt. Die Mundöffnung wandert in Folge dieser Wachsthums-

prozesse nach unten, um zwischen die Arme einzutreten und ihre definitive Lage am vorderen Körperende einzunehmen. Ungefähr in diesem Stadium durchbricht der Embryo die Eihüllen und nimmt erst während seines nunmehrigen pelagischen Lebens die definitive Gestaltung des ausgebildeten Thieres an.

C. Entwicklung durch Anlage des Embryos an einem beschränkten Theil des Eies mit gleichzeitiger Ausbildung eines umfangreichen Dottersackes.

Der hier zu behandelnde Typus der Cephalopodenentwicklung ist nur am Ei von Sepia studiert worden (Kölliker No. 24, Vialleton No. 48), doch mag er auch anderen besonders umfangreichen Cephalopodeneiern zukommen. Er wird bedingt durch den Dotterreichthum des Eies und charakterisirt sich dadurch, dass die Embryonalanlage auf einen kleinen kalottenförmigen Theil des Eies (die Keimscheibe) beschränkt bleibt, während der übrige Dotter nur von den schon erwähnten (ecto-, meso- und entodermalen) dünnen Zellhäuten umschlossen ist (pag. 1113). Gegenüber den bisher betrachteten Formen, bei denen sich die Embryonalanlage über einen beträchtlichen Theil des Eies erstreckt, ergibt sich daraus die Differenz, dass der Embryo auf einer nur wenig gewölbten Fläche angelegt wird (Fig. 668 *A* und *B*). Dadurch ist das Verständniss der Entwicklungsvorgänge etwas erschwert, doch lässt sich dasselbe leicht durch eine Vergleichung mit der Entwicklung der weniger dotterreichen Eier gewinnen.

Die erste Andeutung des Embryos an der Keimscheibe besteht darin, dass verschiedene Erhebungen und Wulstungen auf ihr erscheinen, welche bald in ihrer Gestalt und Anordnung eine bilaterale Symmetrie erkennen lassen. Höchst wahrscheinlich entspricht dieselbe der bilateralen Gestaltung, welche bereits während der Furchung an der Keimscheibe zu erkennen war (Fig. 649 pag. 1101 und ähnlich Fig. 650 von Loligo). Die anfangs sehr verschwommenen und undeutlichen Wulstungen der Oberfläche treten allmählich klarer hervor und geben sich als die Anlagen der einzelnen Organe zu erkennen, von welchen gleich anfangs eine in der Mitte der Keimscheibe gelegene kreisrunde Einsenkung deutlich wird. Dieselbe umgibt sich mit einem flachen Wall, welcher ungefähr die Form eines Pentagons mit abgerundeten Ecken hat (Fig. 668 *A*, *sd* und *ma*). Man hat hier die Anlagen der Schalendrüse und des Mantels vor sich, deren frühes Auftreten dem bereits geschilderten Verhalten anderer Cephalopoden entspricht.

Zwei breite Erhebungen, welche in einem früheren Stadium vor der Mantelanlage ziemlich die Hälfte der ganzen Keimscheibe einnehmen, bezeichnet man mit Kölliker als Kopflappen. Eine umfangreiche Grube, die auf ihnen erscheint, lässt sie als diejenigen Gebilde erkennen, welche wir bei anderen Cephalopoden als Augenwülste ansprachen, und welche wir auch bei ihnen sehr stark ausgebildet fanden. Die Fig. 668 *A* stellt sie bereits in einem etwas späteren Stadium dar (*kl*). An diesen Gebilden, welche hier auf einer nur wenig gebogenen Fläche angelegt sind, tritt besonders deutlich der abweichende Charakter der Sepienentwicklung hervor, denn sie erscheinen sonst als zwei mächtige, stark vorragende Wulstungen.

Den Abschluss der Keimscheibe auf der von den Augenwülsten entgegengesetzten Seite bildet eine schmale streifenförmige Erhebung, welche anfangs ungefähr die Form eines Halbkreises hat, sich aber bald um den grössten Theil der Keimscheibe erstreckt und nunmehr in Form eines nicht völlig geschlossenen Ringwulstes erscheint. Derselbe entspricht dem Ringwulst, welcher bei Loligo den ganzen Embryo umzieht (Fig. 656 *B*, *ar*, pag. 1112), und enthält, wie dort, die Anlage der Arme. Von diesen sieht man als rundliche Erhebungen zuerst die beiden ventralen Armpaare sich aus dem Ringwulst differenziren. Ihnen folgt sehr bald ein drittes Paar. Wenn diese drei Paare deutlich geworden sind, setzt sich der sie enthaltende Wulst nach den Seiten hin in einen schmalen Ausläufer fort. Aus ihm bildet sich dann später, indem er massiger wird, das vierte Armpaar hervor, welchem schliesslich das fünfte, das am weitesten dorsal gelegene, folgt (Fig. 668 *A*, a_1—a_5). Die Reihenfolge in der Entstehung der Arme ist somit bei Sepia dieselbe, wie sie früher (pag. 1117) von Loligo vulgaris dargestellt wurde[1]). Eine besondere Auszeichnung in der Anlage der Fangarme scheint auch hier nicht stattzufinden.

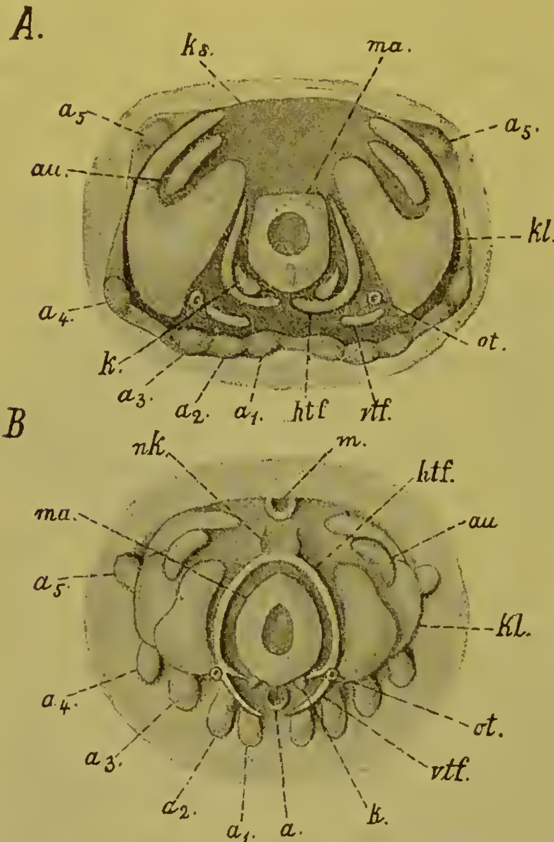


Fig. 668. *A* und *B* Keimscheiben mit jungen Embryonalanlagen von Sepia officinalis (nach Vialleton und Koelliker).

a After, a_1—a_5 erstes bis fünftes Armpaar, *au* Augenanlage, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *kl* Kopflappen, *ks* Keimscheibe, *m* Mundöffnung, *ma* Mantel, *nk* Nackenknorpel, *ot* Otocysten, *vtf* vordere Trichterfalten.

Betrachten wir noch die übrige Gestaltung der Keimscheibe in einem so frühen Stadium (Fig. 668 *A*), so tritt uns in der Umgebung des Mantels ein Paar ziemlich langer, gebogener Falten entgegen, welche aus ihrer späteren Umgestaltung als die hinteren Trichterfalten zu erkennen sind. Zwischen ihnen und dem Mantel liegen zwei kommaförmige Erhebungen, die Kiemen.

Auch die vorderen Trichterfalten (*vtf*) sind bereits in der Anlage vorhanden. In ihrer Nähe liegen die Otocysten, welche schon in frühem Stadium in Folge ihrer bei blosser äusserer Betrachtung ringförmig er-

[1]) Die Angaben über das Auftreten der Arme stützen sich auf eigene Beobachtungen. Da auch aus Untersuchungen von Koelliker und Vialleton das gleiche Verhalten zu entnehmen ist, so würden wir dies nicht besonders erwähnen, zumal nur wenige Sepia-Embryonen der betreffenden Stadien zur Untersuchung vorlagen, wenn nicht in anderen Fällen die Reihenfolge der Arme weniger klar oder in abweichender Weise dargestellt worden wäre.

scheinenden Gestaltung besonders auffallen (Fig. 668 *A*, *ot*). Es sind dieselben Gebilde, welche Koelliker seinerzeit für die Trichterknorpel hielt, wie schon Vialleton hervorgehoben hat.

Es ist in diesen wie auch in früheren Betrachtungen bei der ersten Anlage der äusseren Organe verschiedentlich von Falten (z. B. den Trichterfalten) die Rede gewesen, doch ist die Bezeichnung Falten nicht ganz gerechtfertigt, da es sich, wie Vialleton an Schnitten junger Sepia-Embryonen zeigt, bei den erwähnten und einigen noch zu beschreibenden Erhebungen der Oberfläche vorläufig nur um Verdickungen der oberflächlichen Zellschicht handelt, begleitet von einer schwachen Ausbiegung derselben, doch erheben sich diese Gebilde schon bald zu wirklichen Faltungen der Oberfläche. Dies tritt zumal bei der weiteren Ausbildung von Mantel und Trichter bereits in den nächsten Stadien hervor.

Während die besprochenen Organe zur Anlage gekommen sind, hat sich die Keimscheibe nur erst wenig über den Dotter verbreitet und nimmt nur einen geringen Theil desselben ein. Wie erwähnt, sitzt sie ihm kalottenförmig auf. Auch das Blastoderm hat den Dotter noch lange nicht umwachsen. Es erscheint in Form eines breiten Ringes unterhalb der Keimscheibe. Am übrigen Theil des Eies liegt der Dotter frei zu Tage. Die Keimscheibe wie auch das Blastoderm hat sich an der Oberfläche mit Wimpern bedeckt, die auch in späteren Stadien, wenn sich der Embryo bereits vom Dotter abhob (Fig. 669 *C*), noch immer vorhanden sind.

Ein weiteres Stadium der Sepia-Entwicklung (Fig. 668 *B*) zeigt zwar äusserlich noch einen ähnlichen Charakter wie die früher besprochenen, aber doch haben sich an ihm schon einige wesentliche Aenderungen vollzogen, und ausserdem treten die Organanlagen an ihm bereits weit deutlicher hervor. Der Mantel beginnt sich an seinem Rande von der Keimscheibe abzuheben und überdeckt bereits die Kiemen, von denen nur noch ein Theil unter dem Mantelrande vorragt (Fig. 668 *B*, *k*). Zwischen den Kiemen kommt der After zur Anlage (*a*). Eine Einsenkung von anfangs halbmondförmiger Gestalt zeigt sich an der entgegengesetzten Seite des Mantels ganz am Rande der Keimscheibe, die Mundöffnung (*m*).

Ausser diesen neu aufgetretenen Gebilden sind besonders die Veränderungen der Trichterfalten zu erwähnen. Dieselben haben sich vereinigt und lassen schon jetzt die Haupttheile des Trichters erkennen, nämlich die vorderen zum Hauptabschnitt des Trichters werdenden Falten (*vtf*), die nach hinten zum Nackenknorpel (*nk*) ziehenden Seitentheile (Halsmuskel *hm*) und endlich die gegen die Kiemen zu verlaufenden Retractorfalten (*rt*). Allerdings sind diese Theile hier noch weit weniger deutlich zu erkennen, als dies z. B. bei Loligo der Fall war (Fig. 657 *A* und *B*, pag. 1114). Trotzdem sind es dieselben Gebilde, welche man hier vor sich hat. Deutlicher tritt dagegen die Entstehung des Trichters aus zwei Hälften hervor. Daraus bildet sich der Trichter (ganz ähnlich wie für Loligo beschrieben) in der Weise heraus, dass sich die beiden vorderen Falten mehr erheben und, nachdem sie dadurch an Fläche gewonnen haben, sich gegen einander neigen und mit einander verschmelzen (Fig. 669 *C*). Der aus zwei Halbröhren entstandene Haupttheil des Trichters kommt dadurch vor den Mantel zu liegen; seine hintere weite Oeffnung ist diesem zugekehrt und öffnet sich in die Mantel-

höhle, wenn der Mantel erst den Trichter überwächst. Die enge vordere Oeffnung ist vom Mantel abgewendet.

Bei den ausgebildeten Cephalopoden ist die Ausfuhröffnung des Trichters gegen den Mund hin gerichtet, denn der Trichter liegt ja an der ventralen Fläche zwischen After- und Mundöffnung (Fig. 660 und 661 pag. 1118). Bei den früheren Stadien der Embryonen von Sepia sind diese Verhältnisse nicht ohne Weiteres zu erkennen, weil sich durch das Einschieben der Dottermasse und die flächenhafte Ausbreitung des Keimes auf ihr scheinbar abweichende Zustände ergeben. Der Trichter erscheint nicht mit der Ausfuhröffnung nach dem Mund zu gerichtet, sondern vielmehr von diesem abgewendet (Fig. 668 *B*). Ein Vergleich mit den Embryonen von Loligo ergibt jedoch, dass wir hier ganz dieselben Verhältnisse vor uns haben wie dort. Denkt man sich einen Loligoembryo, etwa den schräg von oben gesehenen Embryo der Fig. 657 *B* (pag. 1114) in der Ebene ausgebreitet, so würde auch bei ihm die vordere Mündung des Trichters von der jenseits des Mantels gelegenen Mundöffnung abgewendet sein, und man würde etwa ein solches Bild erhalten, wie es Fig. 668 *B* zeigt, abgesehen von den dem Loligoembryo zukommenden Modificationen.

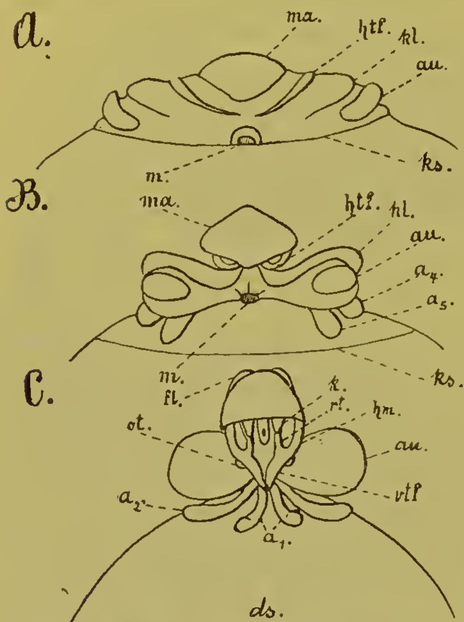


Fig. 669. *A—C* Keimscheibe und Embryonen von Sepia officinalis, dem Dottersack aufliegend. *A* und *B* von der Mundseite, *C* von der Afterseite gesehen (nach Koelliker).

a_1—a_5 Arme, *au* Augen bezw. Augenwülste, *ds* Dottersack, *fl* Flossen, *hm* Halsmuskel, *htf* hintere Trichterfalten, *k* Kiemen, *kl* Kopflappen, *ks* Keimscheibe, *m* Mund, *ma* Mantel, *ot* Otocysten, *rt* Retractor des Trichters, *vtf* vordere Trichterfalten.

Die weitere Entwicklung des Embryos von Sepia ist dadurch charakterisirt, dass derselbe seine flächenhafte Ausbreitung aufgibt und sich vom Dottersack erhebt, wobei der Dotter in das Innere der sich emporwölbenden Embryonalanlage eindringt und so einen inneren Dottersack bildet, wie er bereits von Loligo beschrieben wurde. Die Erhebung des Embryos vom Dotter findet ganz allmählich statt und betrifft die einzelnen Organe in ziemlich gleichem Grade. Die Figuren 669 *A—C* stellen einige Stadien dieses Vorgangs dar. Die beiden ersten zeigen den Embryo von der Seite des Mundes her. Die hinteren Trichterfalten (*htf*) liegen anfangs noch ziemlich weit vom Mantel entfernt, werden aber bald von diesem überragt, indem er sich mehr nach den Seiten ausbreitet. Dabei krümmt sich der Mantel und nähert sich hierdurch schon mehr seiner definitiven Gestaltung. Der fortschreitenden Erhebung des Embryos folgen auch die Kopflappen und Augen, welche Parthie wie bei Loligo zu dieser Zeit und noch später den umfangreichsten Theil des Embryos bildet (Fig. 669 *B*). Eine Ansicht des in etwas späterem Stadium befindlichen Embryos von der Afterseite aus (Fig. 669 *C*) zeigt, wie derselbe jetzt in seiner äusseren Gestaltung bereits eine grosse Uebereinstimmung mit den Embryonen von Loligo, etwa mit dem in Fig. 659, pag. 1117 abgebildeten

Stadium, gewonnen hat. Die Kiemen sind noch nicht völlig vom Mantel überwachsen; die Vereinigung der beiden vorderen Trichterfalten ist zwar erfolgt, hat aber noch nicht bis zur Verschmelzung beider Falten in der Mediane geführt. Am Mantel sind die Flossen sichtbar, welche anscheinend bei Sepia erst spät auftreten. Der Mund liegt an der entgegengesetzten Seite und seine Stellung ist auf dem späteren Stadium der Fig. 670 zu erkennen. Der Dottersack hat noch immer einen mächtigen Umfang und steht in directer Verbindung mit der inneren Dottermasse. Zugleich mit der allmählichen Absorbirung des Dottersackes tritt der umfangreiche Kopftheil des Embryos mehr zurück, und dieser kommt der definitiven Gestaltung des Tintenfisches immer näher. Wenn der Embryo reif zum Ausschlüpfen ist, erscheint der äussere Dottersack grösstentheils resorbirt. Erst nach der völligen Rückbildung desselben können die Arme ihre definitive Lagerung in der Umgebung des Mundes einnehmen. Zur Zeit des Ausschlüpfens sind sie noch ziemlich kurz und erreichen erst während des freien Lebens ihre völlige Länge. Die Fangarme, welche sich auch bei Sepia in der Anlage nicht besonders auszeichnen (Fig. 668 und 669), treten in den späteren Stadien nicht nur durch ihre Länge (Fig. 670 a_2), sondern auch dadurch gegenüber den anderen Armen hervor, dass sie an der Basis in die Tiefe versenkt werden. Die dadurch entstandene Tasche tritt bei den älteren Embryonen auch äusserlich in Form einer hufeisenförmigen über dem ersten Armpaare gelegenen Falte hervor.

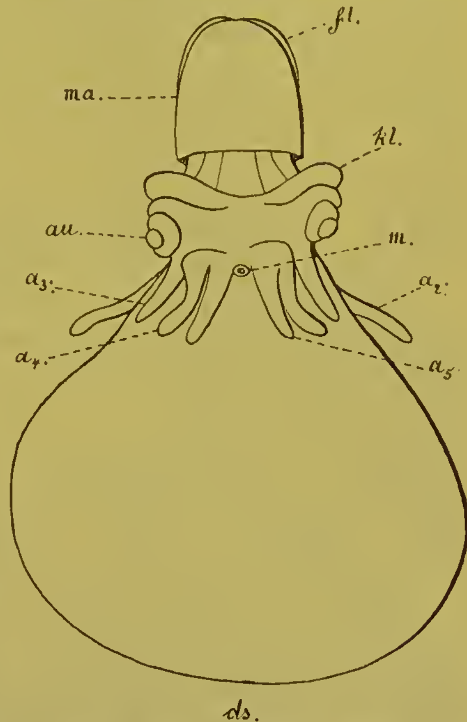


Fig. 670. Aelterer Embryo von Sepia officinalis, von der Mundseite gesehen (nach Koelliker). Der Dottersack dürfte jedenfalls in der Nähe des Embryos weniger breit sein.

Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 669.

4. Die weitere Differenzirung der Keimblätter und die Bildung der Organe.

A. Die Sonderung der Keimblätter sowie die Bildung des Dotterepithels und Darmkanals.

Erst nachdem die Gestaltung des äusseren Körpers zur Kenntniss gebracht wurde, ist es möglich, auf die weitere Ausbildung der Keimblätter einzugehen. Die Keimblätter kommen bei den Cephalopoden erst sehr spät zur Ausbildung, oder, besser gesagt, sie treten hier überhaupt nicht in so deutlicher Weise auf, wie dies von anderen Abtheilungen der Mollusken bekannt ist. Wie schon bemerkt, hat offenbar auch nach dieser Richtung die massige Anhäufung von Dotter im Embryo die Entwicklungsvorgänge wesentlich modificirt.

Wir brachen die Schilderung der Körperschichten mit den Stadien ab, als sich am Rande der Keimscheibe, welche erst einen geringen Theil des Eies bedeckte, ein peripherer Verdickungsring gebildet hatte (Fig. 652, pag. 1105 und 671 *A*) und Zellen sich vom Rande ablösten, welche nach der von Vialleton vertretenen Auffassung unter die oberflächliche Zellschicht wanderten (Fig. 654 pag. 1107), um hier eine zusammenhängende Lage entstehen zu lassen. Diese untere Zellschicht verbreitete sich sodann um den ganzen Dotter und bildet das Dotterepithel. Zugleich mit ihr umwuchs auch eine oberflächliche Zellenschicht den Dotter und eine mittlere Schicht folgte [1]), so dass der Dotter nunmehr von drei Zellhäuten umgeben war. Dotterzellen sind bei den Cephalopoden nicht vorhanden, so dass also bei ihnen der Dotter eine noch grössere Selbstständigkeit gewinnt, als dies bei den ebenfalls sehr dotterreichen Eiern der meisten Arthropoden und Wirbelthiere der Fall ist.

Ueber die Bedeutung der jetzt vorhandenen Zellschichten gibt erst ihre weitere Differenzirung Aufschluss. Betrachten wir zuerst das Schicksal der inneren Schicht, des sogenannten Dotterepithels.

Das **Dotterepithel** wird von umfangreichen, aber flachen Zellen gebildet, welche da eine Anschwellung zeigen, wo der Kern liegt. Diese Zellschicht hat keine andere Bedeutung, als die Umhüllung des Dotters zu liefern und seine Verwerthung für den Embryo zu vermitteln. Man sieht sie auch in späteren Stadien noch in derselben Verfassung wie früher den Dotter umgeben. Dieser findet sich, wenn wir vor Allem an die dotterreichen, typischen Formen der Cephalopodenentwicklung denken, hauptsächlich in dem äusseren Dottersack angehäuft. Letzterer geht direct in diejenige Dottermasse über, welche innerhalb des nunmehr zur Ausbildung gekommenen Embryos gelegen ist (Fig. 672); später bildet sich in Folge der Wachsthumsvorgänge am Embryo in der Gegend der Arme eine Einschnürung (Fig. 660 pag. 1118), und hier entsteht nun ein ziemlich schmaler Gang, welcher den äusseren mit dem inneren Dottersack verbindet (Fig. 673 *a*, *ds* und *i*, *ds*). An diesem letzteren unterscheidet man wieder verschiedene Abtheilungen, je nachdem sie im Kopf-, Mantel- oder Halstheil des Embryos gelegen sind. Die im Kopf gelegene Abtheilung schickt zwei wulstige Ausbuchtungen in die Augenstiele, der Halstheil verschmälert sich später und führt zu der voluminösen Dottermasse des Manteltheiles hin. Die Aufnahme des Dotters durch den Embryo geht wohl nur so vor sich, dass der äussere Dottersack seinen Inhalt an den inneren Dottersack abgibt, theils in Folge der rhythmischen Contractionen seiner Wandung, theils in Folge von Wachsthumsprozessen des Embryos selbst, sowie dadurch, dass vom inneren Dottersack aus durch Vermittelung des Dotterepithels die Nährmasse dem Embryo zugeführt wird. Da unseres Wissens Gefässe am äusseren Dottersack nicht vorhanden sind, so lässt sich sein Verschwinden auf andere Weise nicht wohl erklären.

Es wurde schon oben hervorgehoben, dass das Dotterepithel eine geschlossene einschichtige Zellenlage darstellt, welche sich rings um den ganzen Dotter erstreckt. In Folge seiner engen Verbindung mit dem Dotter muss man das Dotterepithel sicher dem inneren Blatt des Cephalopodenkeimes zurechnen. Es frägt sich nun, wie es sich zu dem **definitiven Entoderm** verhält. Dieses letztere macht sich zuerst in folgender Weise bemerkbar:

---

[1]) Man vgl. hierzu auch pag. 1107 ff.

Etwa zu der Zeit, wenn äusserlich am Embryo die ersten Organanlagen auftreten, macht sich an der Ventralseite, dem Dotter anliegend, eine zuerst nur aus wenigen Zellen bestehende Epithelplatte bemerkbar, die erste Andeutung des **Mitteldarms**. Dieselbe wird dann bald etwas umfangreicher (Fig. 671 *D*, *md*) und hebt sich schliesslich vom Dotter ab, so dass sie jetzt säckchenförmig erscheint (Fig. 672 *A*, *md*). Unter ihr sieht man nun das Dotterepithel (*de*) hinziehen, welches in früheren Stadien hier vermisst wurde Korschelt (No. 25).

Die säckchenförmige Mitteldarmanlage kannte man schon früher, und es war bezüglich ihrer die recht wahrscheinliche Vermuthung geäussert worden, sie möge mit dem Dotterepithel in Verbindung stehen und so gewissermassen als eine Ausstülpung des letzteren erscheinen (Ray Lankester, Vialleton, Bruce). Beide zusammen würden das Entoderm repräsentiren und zwar so, dass jenes Säckchen als das definitive und das Dotterepithel als ein provisorischer Theil des Entoderms anzusehen wäre. Andererseits liess man aber auch das Säckchen durch blosse Differenzirung der untersten Zellenlage der mittleren Schicht, des sogenannten „Mesoderms" entstehen (Bobretzky). Thatsächlich scheinen

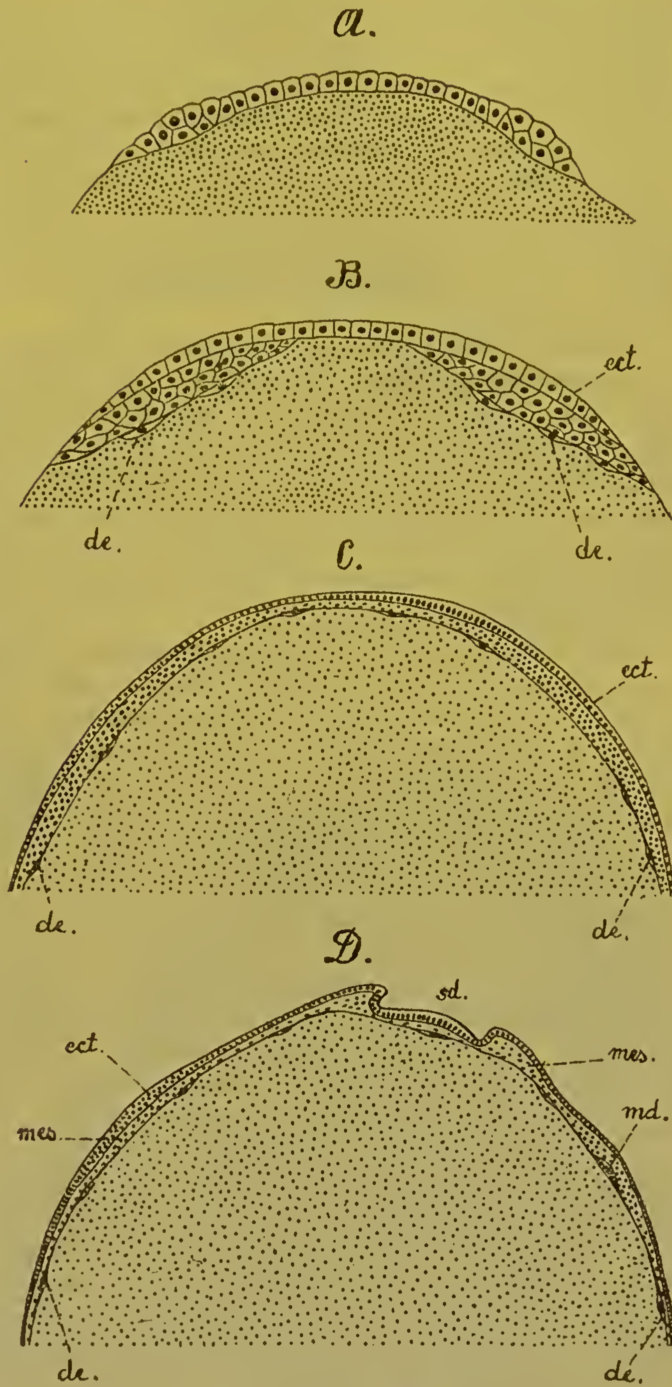


Fig. 671. *A—D* schematische Darstellung der Keimblätterbildung. *A* Verdickung des Keimscheibenrandes, *B* und *C* Differenzirung des Dotterepithels. Weitere Ausbreitung der Keimscheibe über den Dotter. *D* Differenzirung der Mitteldarmanlage und des Mesoderms.

de Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *md* Mitteldarmanlage, *mes* Mesoderm.

Bei *ect* (in Fig. *D*) die Anlage des Cerebralganglions.

im Stadium der vorher beschriebenen, als erste Andeutung des Mitteldarms entstehenden Epithelplatte unter derselben sowie auch in ihrer nächsten Umgebung keine Dotterepithelzellen vorhanden zu sein, und die Annahme liegt nahe, dass sowohl die Dotterepithelzellen ebenso wie die Mitteldarmplatte als Differenzirung einer Zellenmasse entstanden sind, welche sich vom Rande der Keimscheibe gegen deren Mitte vorschob.

Die letztere Auffassung erscheint deshalb nicht unberechtigt, weil die Unterscheidung, ob ein Vordringen der Dotterepithelzellen unter die Keimscheibe (Fig. 654 pag. 1107) oder eine Differenzirung dieser Zellen aus der ganzen Zellenmasse stattfindet, sehr schwierig ist. Thatsächlich ähneln die dem Dotter direct anliegenden Zellen denen der Mittelschicht sehr stark.

Diese Fragen sind von Bedeutung, weil sie die Art und Weise der **Keimblätterbildung** bestimmen. Die letztere dürfte so aufzufassen sein, dass jene vom Rande gegen die Mitte der Keimscheibe vordringende Zellmasse (Fig. 671 *A* und *B*) das Meso-Entoderm repräsentirt. Der ganze Vorgang ist dann als eine allerdings recht modificirte Invagination anzusehen. Der Rand der Keimscheibe entspricht dem Blastoporus, der von dem mächtigen Dotterpfropf erfüllt ist. Die Dottermasse füllt auch die ganze Urdarmhöhle aus und ergänzt die noch vorhandene Lücke im Urdarm selbst (Fig. 671 *B*).

Wir haben bei den früher betrachteten Mollusken, besonders den Gastropoden Beziehungen des Mundes zum Blastoporus kennen gelernt. Bei dem Grenacher'schen Cephalopodenembryo sahen wir, dass die Mundöffnung in der Nähe der sich erst sehr spät schliessenden Blastodermöffnung entsteht (pag. 1125). Da wir letztere für den Blastoporus halten, könnten sich also vielleicht auch hier Beziehungen zwischen diesem und dem Munde ergeben.

Später differenzirt sich, so wie beschrieben wurde, die unterste, dem Dotter anliegende Zellschicht und liefert das provisorische und definitive Entoderm, d. h. das Dotterepithel und die Mitteldarmplatte (Fig. 671 *C* und *D*, *de* und *md*). Das zwischen beiden und dem Ectoderm übrig bleibende Zellenmaterial entspricht dem Mesoderm, dessen Entstehung ebenso wie diejenige des Entoderms von dem ausserordentlich bedeutenden Dotterreichthum des Eies stark beeinflusst ist. Die Keimscheibe hatte sich während dieser Vorgänge schon weit über das Ei ausgedehnt (Fig. 671 *C* und *D*).

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass die Keimblätterbildung der Cephalopoden gegenüber derjenigen anderer Mollusken stark modificirt ist, und doch möchten sich Ueberleitungen in den dotterreichen Eiern mancher Gastropoden, z. B. von Nassa (Fig. 635 pag. 1075), finden, obwohl dort die Modificationen, welche die Keimblätterbildung erfuhr, bei Weitem nicht so starke sind. Immerhin sahen wir auch dort schon das Entoderm in unvollkommen zusammenhängender Weise gebildet und die Mitteldarmanlage gegen den Dotter hin offen (Fig. 633—635, pag. 1073), ähnlich wie es bei den Cephalopoden der Fall ist, nur dass bei letzteren der Dotter noch von jener dünnen Epithelschicht überzogen wird.

Die Ausbildung des Darmkanals erfolgt nun in der Weise, dass sich das Mitteldarmsäckchen (Fig. 672 *A*, *md*) vergrössert und sich bald in zwei Theile gliedert, wie dies Fig. 672 *C* von einem späteren Stadium darstellt. Der untere, sackförmig erscheinende Theil (*tb*) stellt die Anlage des Tintenbeutels dar, der obere, gegen das Dotterepithel hin offene (*md*) repräsentirt den eigentlichen Mitteldarm. Wo er an das Ectoderm stösst

(*a*), bildet sich später durch Verschmelzung mit letzterem der After. Es findet sich hier nur eine unbedeutende Einsenkung des Ectoderms. Ein ectodermaler Enddarm von irgend welchem erheblichen Umfang ist also nicht vorhanden, was schon daraus hervorgeht, dass der dem Entoderm entstammende Tintenbeutel beim ausgebildeten Thier ganz in der Nähe des Afters in den Enddarm mündet.

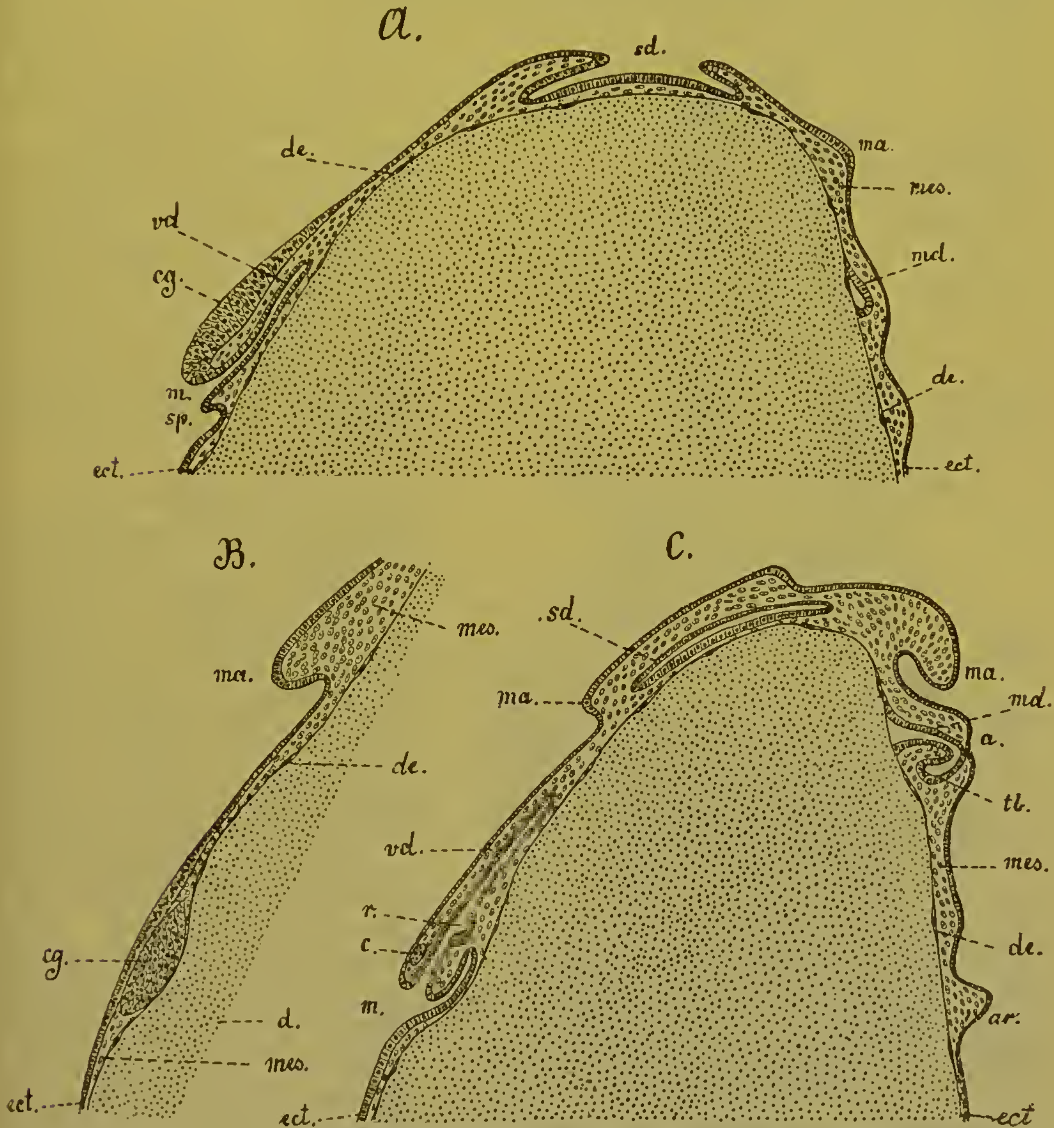


Fig. 672. *A—C* Sagittalschnitte durch Embryonen verschiedener Altersstadien, von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).

Der Schnitt der Fig. *B* ist neben dem Munde geführt.

a Gegend des Afters, *ar* Armanlage, *c* Cerebralcommissur, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *m* Mund, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm (schematisch angedeutet), *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *vd* Vorderdarm.

Der Mitteldarm wächst gegen den Gipfel des Dottersackes hinauf. In späteren Stadien ist dies noch mehr der Fall. Er strebt, sich mit der von der anderen Seite des Dottersackes herkommenden Anlage des Vorderdarmes zu vereinigen. Dieser entstand als Ectodermeinsenkung

an der gegenüberliegenden Seite des Blastoderms und weiter unten, d. h. mehr nach vorn.

Ueber die Lage von Mund und After wurde bereits früher (pag. 1114) gesprochen. Durch die vorliegenden Schnitte (Fig. 672 und 673) werden diese Verhältnisse (Fig. 656—660 pag. 1112 ff.) noch mehr geklärt. Die Mundeinstülpung entsteht unter der in Fig. 671 *D* links angegebenen Ectodermverdickung. Sie senkt sich bald tief ein und wächst gegen den Gipfel des Dotters hin (Fig. 672 *A*, *vd*). Eine weitere, zunächst noch ausserhalb liegende Einsenkung (*sp*) repräsentirt die Anlage der hinteren oder grossen Speicheldrüsen. Später kommt weiter hinten die Anlage der Zungentasche hinzu (Fig. 672 und 673 *r*), sowie dann auch eine weiter nach vorn gelegene schlauchförmige Einsenkung, die Anlage der vorderen Speicheldrüsen, sich bemerkbar macht.

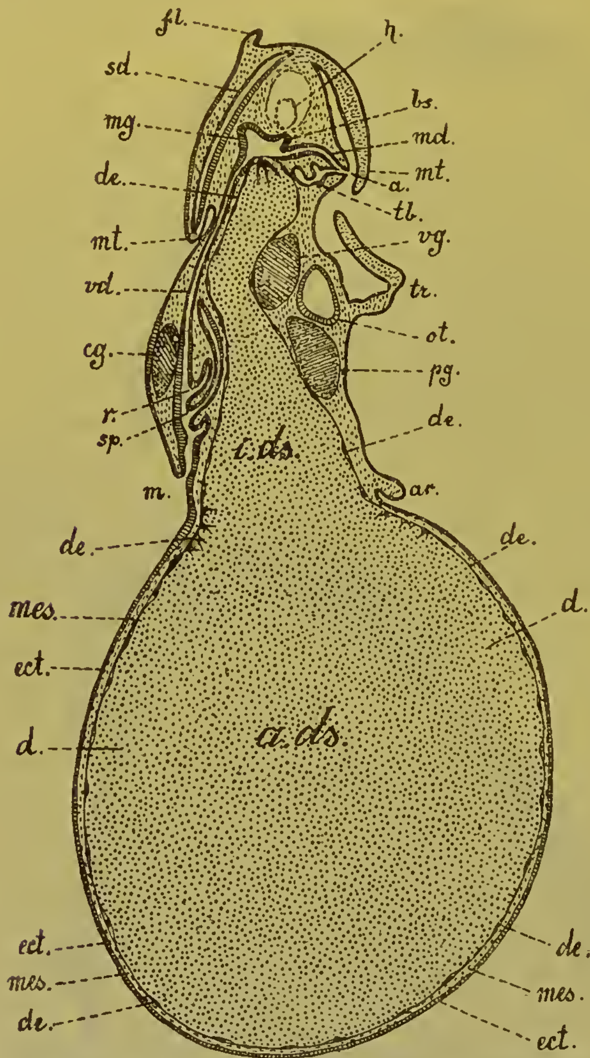


Fig. 673. Sagittalschnitt eines älteren Embryos von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).

a After, *a.ds* äusserer Dottersack, *ar* Armanlage, *bs* Blindsack des Darmes, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *de* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *fl* Flosse, *h* Herz, *i.ds* innerer Dottersack, *m* Mund, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *mg* Magen, *mt* Mantelrand, *ot* Otocyste, *pg* Pedalganglion, *r* Radulatasche, *sd* Schalensack, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *tr* Trichter, *vd* Vorderdarm, *vg* Visceralganglion.

Um die von verschiedenen Forschern (Grenacher, Bobretzky, Ussow, Watase, Joubin) wiederholt und eingehend studierte Ausbildung des Vorderdarmes gleich hier zu erledigen, so sei erwähnt, dass sich die Speicheldrüsenanlagen sehr bald in zwei Aeste spalten, entsprechend der definitiven Gestaltung der ausgebildeten Organe. Die hintere Anlage ist ganz besonders umfangreich. Die beiden stark divergirenden Aeste treiben Divertikel, und bilden so die lappigen Massen des unteren Speicheldrüsenpaares. (Grenacher No. 14, Joubin No. 22). Der unpaare Theil der Anlage, welcher dem gemeinsamen Abschnitt des Ausführungsganges entspricht, verlängert sich sehr stark, denn die unteren Speicheldrüsen liegen beim ausgebildeten Thier weit nach hinten. Auch die Anlage der Zungentasche erleidet insofern Veränderungen, als an dem nach hinten und innen gekehrten Theil ihre Wandung sich verdickt und in der früher geschilderten Weise die Radula zur Abscheidung kommt (pag. 1069, Fig. 631 *A*).

Am Vorderdarmepithel treten in der Nähe des Mundes verschiedentliche Erhebungen und Faltungen auf und hier entstehen als cuticulare Abscheidung auch die Kiefer (Joubin, Grenacher, Bobretzky).

Noch lange ehe die Differenzirung des Vorderdarms soweit wie geschildert fortgeschritten war, trat die Vereinigung desselben mit der Mitteldarmanlage ein. Beide waren von entgegengesetzten Seiten am Dotter hinauf gegen einander vorgewachsen und hatten sich ungefähr am Gipfel des inneren Dottersackes getroffen, um hier mit einander zu verschmelzen. Die Figur 673 zeigt bereits ein späteres Stadium, an welchem sich der Mitteldarm vorn erweitert und so die Anlage des Magens (*mg*) und des Magenblindsacks (*bs*) gebildet hat.

Die Anlage des Mitteldarms zeigt in etwas früheren Stadien insofern ein auffälliges Verhalten, als sie gegen das Dotterepithel weit geöffnet erscheint, wie sich aus sagittalen Schnitten (Fig. 672 *C*) und noch besser aus Querschnitten (Fig. 674 *A* und *B*) ergibt. Er erscheint hier als eine dem Dotter grossentheils dicht anliegende Platte. Durch Umfaltung der peripheren Parthien (Fig. 674 *B*) entstehen die beiden Leberschläuche, welche in der Gegend des Blindsackes in den Mitteldarm einmünden.

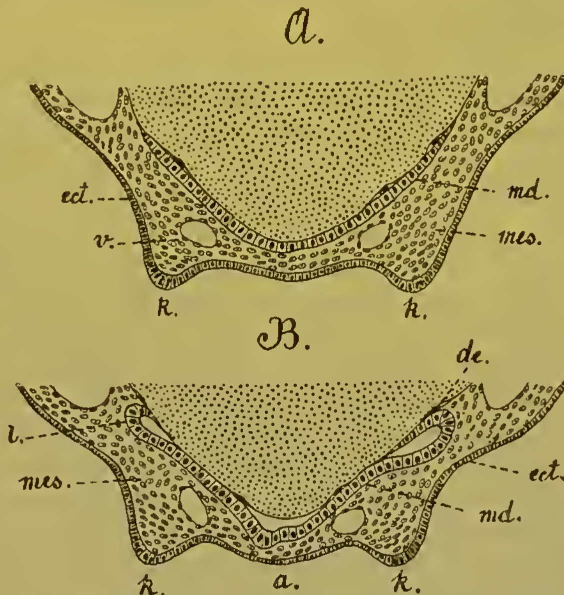


Fig. 674. *A* und *B*. Die ventrale Parthie zweier Querschnitte verschieden alter Embryonen von Loligo vulgaris (Original).

a Gegend des Afters, *dc* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *k* Kiemenanlage, *l* Leber, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm, *v* Gefässlücke im Mesoderm.

Die weite Oeffnung des Mitteldarmes gegen das Dotterepithel verengert sich allmählich, ist aber auch in späteren Stadien noch deutlich zu erkennen (Fig. 673). Unter ihr sieht man grosse Zellen des Dotterepithels liegen, welche seitliche Fortsätze in den Dotter aussenden (Fig. 673). Also auch unter dieser Lücke des Darmepithels, wo man eine Verbindung des Darmlumens mit dem Dottersack vermuthen könnte, sowie unter der früheren weiten Oeffnung des Mitteldarms ist der Dotter völlig vom Dotterepithel überzogen. Eine directe Communication des Dottersackes mit dem Mitteldarm findet also nicht statt. Das Dottermaterial gelangt somit nicht direct in die Darmhöhle, sondern muss erst das Dotterepithel passiren. Letzteres vermittelt demnach den Dotterverbrauch durch den Embryo, und dies ist seine Hauptfunction. Wahrscheinlich findet an jenen offenen Parthien des Mitteldarmes eine besonders starke Aufnahme von Nährsubstanzen durch das Dotterepithel statt. Dafür spricht die Entstehung der Leber in dieser Gegend, die ja auch bei anderen Mollusken enge Beziehungen zum Nährmaterial des Eies zeigt, sowie das Auftreten jener grossen rhizopodoiden Zellen unter der Mitteldarmlücke.

Wenn jene Lücke im Darmepithel mit der fortschreitenden Entwicklung geschlossen wird, scheint der innere Dottersack ganz ohne Verbindung mit dem Mitteldarm in der Leibeshöhle zu liegen. Er wird erst

ganz allmählich resorbirt, nachdem das Material des äusseren Dottersackes in ihn übergeführt wurde und der Umfang des letzteren dadurch immer stärker verringert wurde. Mit der allmählichen Resorption des Dotters schwindet schliesslich auch das Dotterepithel, dessen Function jetzt erfüllt ist.

Die Function des Dotterepithels ist eine ähnliche, wie die der Dotterzellen bei den Arthropoden und Vertebraten, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde. Thatsächlich hat man auch früher beide verglichen (Ray Lankester, Vialleton, Watase u. a.), und die Aehnlichkeit scheint deshalb besonders auffallend, weil jene Dotterzellen ebenfalls in Gestalt einer peripheren Lage, des äusseren Merocytenlagers der Selachier oder des sogenannten Periblasts der Teleostier auftreten können. Doch bleibt eine Differenz mit den Cephalopoden insofern immer bestehen, als bei den Wirbelthieren jene Zellen erst im Dotter vertheilt sind und sich von hier aus zu der zusammenhängenden Schicht vereinigen, bei den Cephalopoden jedoch niemals Zellen im Dotter gefunden werden, sondern das Dotterepithel direct aus den Zellen der Keimscheibe hervorgeht. Der Typus des meroblastischen Eies tritt hierdurch bei den Cephalopoden besonders scharf ausgeprägt hervor.

Um die völlige Ausbildung des Darmkanals und seiner Anhangsgebilde zu erledigen, muss noch des Tintenbeutels gedacht werden. Dass er als ein sackförmiges Gebilde von der Mitteldarmanlage aus entsteht, wurde bereits oben mitgetheilt (Fig. 672 *C*, *md*). Er vertieft sich dann bald (Fig. 673 *tb*) und wächst zu einem schlauchförmigen Gebilde aus, welches von Mesodermzellen umlagert wird. An diesem Schlauch sondert sich später das proximale, blindgeschlossene Ende von dem distalen, nach aussen sich öffnenden Abschnitt, indem der letztere sich stark ausweitet, dabei aber mit einer einfachen Epithellage ausgekleidet bleibt, während das erstere durch vielfache Faltung der Wandung eine compacte Beschaffenheit erhält (Girod). Dieser Theil des Tintenbeutels stellt die drüsige, secernirende Parthie desselben dar, während jener ausgeweitete Abschnitt, welcher zuletzt durch einen langen Ausführungsgang nach aussen mündet, das Reservoir des Secretes bildet. Dieser Theil mündet durch einen langen Gang ganz nahe beim After in den Enddarm. Es wurde schon früher (pag. 1135) darauf hingewiesen, dass schon aus diesem Grunde ein umfangreicher ectodermaler Enddarm nicht vorhanden sein kann. Trotzdem hat man auffallender Weise einen sehr beträchtlichen Theil des Darmkanals von einer hinteren Ectodermeinstülpung hergeleitet. Wir erwähnen diese Auffassung, obwohl sie als überwunden anzusehen ist, aus dem Grunde, weil sich vorher die grössere Anzahl der Autoren ihr zuneigte (Metschnikoff No. 32, Grenacher No. 14, Ussow No. 44, Girod No. 12, Watase No. 49).

Nach der Auffassung der genannten Autoren, welche sowohl das bereits mit dem Ectoderm verbundene Mitteldarmsäckchen (vgl. pag. 1135) als frühestes Stadium in der Entwicklung der hinteren Darmparthie beobachteten, sollte dasselbe in Form einer Ectodermeinsenkung, d. h. also eines Proctodäums entstehen. Besonders Ussow, sowie Girod und Watase, welche sich später und eingehend mit diesem Gegenstand beschäftigten, müssen als Vertreter dieser Auffassung genannt werden. Auf die Einzelheiten derselben einzugehen ist hier nicht nöthig. Der vermeintliche Enddarm wächst am Dotter hinauf und differenzirt sich in ähnlicher Weise, wie wir es früher vom Mitteldarm darstellten. Ueber den Punkt, bis wohin sich der Enddarm nach vorn erstreckt, bezw. der Vorderdarm nach hinten, sind die Autoren getheilter Ansicht; Thatsache ist jedoch, dass sie Leber, Blindsack und Magen vom

Ectoderm herleiten, da ja der ganze Darmkanal durch Vereinigung des von vorn nach hinten auswachsenden Stomodäums und des von hinten nach vorn fortschreitenden Proctodäums, also total aus dem Ectoderm entsteht. Das gesammte Entoderm ist durch das Dotterepithel repräsentirt und nur noch provisorischer Natur (Watase). Aehnliche Angaben von einer ectodermalen Entstehung des Darmkanals wurde auch für andere Thierformen, z. B. die Insekten, gemacht (Ganin, Witlaczil, Graber), haben aber auch dort keinerlei Wahrscheinlichkeit für sich, wie das Verhalten nahestehender Formen zeigt.

Gegenüber der hier nur kurz charakterisirten Auffassung haben wir die von einigen anderen Autoren (Ray Lankester No. 29, Vialleton No. 48, Bobretzky No. 4) studierte und von uns selbst (No. 25) an weit früheren Stadien verfolgte Entstehungsweise des Darmkanals dargestellt, weil sie besser begründet erscheint, abgesehen von ihrer grösseren Wahrscheinlichkeit.

B. Körperbedeckung und Schale.

Das ectodermale Epithel, welches den Körper des Embryos bedeckt, scheint mit nur geringen Modificationen direct in das Körperepithel (die Epidermis) des ausgebildeten Thieres überzugehen. Als Ausscheidungsproduct eines besonders modificirten Ectodermtheiles erscheint die Schale. Bezüglich der **embryonalen Bildung** dieses für die Auffassung des Cephalopodenkörpers so wichtigen Organes müssen wir uns leider an solche Cephalopoden halten, bei denen dasselbe nicht mehr in seiner vollkommenen Ausbildung vorhanden ist. Nur bei wenigen recenten Cephalopoden, wie bei Nautilus und Spirula, besitzt die Schale eine vollkommene Gestaltung, und von diesen seltenen Formen ist die Entwicklung nicht bekannt. Bezüglich der Schale von Argonauta liegen andere Verhältnisse vor, von denen später noch die Rede sein wird (pag. 1146). Bei denjenigen recenten Cephalopoden, von denen wir über diesen Punkt der Entwicklung unterrichtet sind, liegt die Schale, vom Mantel umschlossen (also innerhalb), an der anterodorsalen Fläche des Körpers, und erreicht nur noch die Gestaltung des sogenannten Schulpes, welcher eine hornartige Beschaffenheit besitzt (Ommastrephes, Loligo und andere), oder aus verschiedenen, grossentheils verkalkten Schichten besteht (Sepia). Dieser Schulp wird in einer Einstülpung des Ectoderms, der sogenannten Schalendrüse, gebildet.

Schon in sehr früher Zeit der embryonalen Entwicklung tritt im Mittelpunkt der Mantelanlage eine Vertiefung auf, die erste Andeutung der Schalendrüse (Fig. 655, 656 pag. 1110, Fig. 671 *D* pag. 1133). Anfangs stellt sie (bei Loligo) eine weite, flache Grube dar; bald aber wölbt sich der Rand derart über den Boden der Grube vor (Fig. 672 *A* pag. 1135), dass diese schliesslich als ein Sack erscheint, der nur noch durch seine wenig umfangreiche Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Dieser Sack ist ausgekleidet von einem besonders am Grunde hochzelligen Epithel und wird umlagert von Mesodermgewebe. Später schliesst sich die Einstülpungsöffnung ganz, und die Schalendrüse liegt nunmehr als geschlossener Sack im Innern, umgeben von dem Mesodermgewebe (Fig. 672 *C*). Sie dehnt sich später besonders nach vorn hin aus und nimmt dann einen grossen Theil der anterodorsalen Seite des Mantels ein (Fig. 673). In ihr findet nunmehr die Abscheidung des Schulpes statt (Ussow, Bobretzky).

Ueber die Auffassung der Schale bezw. des Schulpes bei den recenten Cephalopoden. Dass es sich bei dem Schulp um eine innere Schale

handelt, ist nicht zweifelhaft. Es frägt sich nur, welche Beziehungen dieselbe zu den vollkommen ausgebildeten Schalen besitzt, welche wir von den (recenten und fossilen) Nautiliden und Ammoniten kennen. Diese Frage ist von Wichtigkeit für die Auffassung des Bildungsmodus der Cephalopodenschale und deren Beziehung zu den Schalen der übrigen Mollusken. Um sie zu beantworten, ist es nöthig, die Schalen verschiedener ausgestorbener Formen zum Vergleich heranzuziehen.

Die Schulpe der recenten Dibranchiaten zeigen bei den verschiedenen Formen eine mehr oder minder hohe Ausbildung. Zuweilen besitzen sie nur die Form einer langen, schmalen Platte ohne besondere Differenzirung (so bei Loligo). Bei anderen ist die zwar ebenfalls hornige Platte weniger einfach gestaltet, indem sie am Hinterende einen Hohlkegel trägt und dadurch ein pantoffelähnliches Aussehen gewinnt (Ommastrephes, Fig. 680).

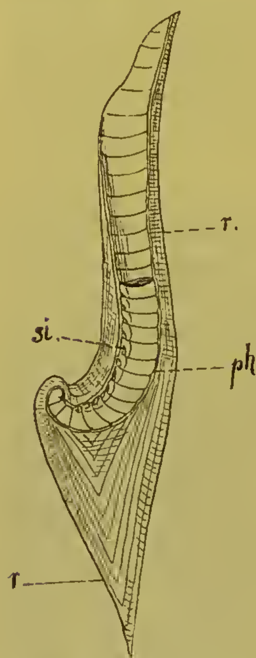


Fig. 675. Idealisirter Längsschnitt durch die Schale einer Spirulirostra.
ph Phragmocon, *r* Rostrum, *si* Sipho.

Von weit complicirterem Bau und aus mehreren Schichten zusammengesetzt ist die Kalkschale der Sepien. Die allerdings noch nicht völlig aufgeklärte Structur dieses Schulpes hat Veranlassung zu einem Vergleich mit höher ausgebildeten Cephalopodenschalen gegeben. Indem man das Beispiel der recenten Spirula vor sich hatte, bei welcher die spiralig gewundene und gekammerte Schale vom Mantel umwachsen und eingeschlossen wird, ging man auf die Belemniten zurück, welche ebenfalls eine innere, aber eine weiter zurückgebildete Schale als jener letzterwähnte Cephalopode besitzen.

Die Schale der Belemniten ist nicht, wie die von Nautilus und der meisten Ammoniten, spiralig gewunden, sondern gerade gestreckt, ähnlich den Orthoceratiden. Charakteristisch ist für die Belemniten, dass zu dem Theil der Schale, welchen man als entsprechend der eigentlichen gekammerten Cephalopodenschale (der Ammoniten und Nautiliden) auffassen kann, ein äusseres Ansatzstück, das sog. Rostrum, hinzukommt. Ein anschauliches Beispiel hierfür bietet die fossile Spirulirostra (Fig. 675), deren Schale gebogen ist und in Folge dessen eine gewisse Aehnlichkeit mit der Schale von Spirula zeigt, aber zu dem als Ansatz am Rücken und Seitentheil ein umfangreiches kegelförmiges Rostrum aufweist. Uebrigens ist auch von Spirula behauptet worden, dass sich bei ihr Spuren eines solchen Rostrums finden, obwohl wir bei der (allerdings nur äusseren) Betrachtung einer grösseren Anzahl Schalen davon nichts erkennen konnten[1]).

Während wir es zuletzt mit spiralig gewundenen Schalen zu thun hatten, ist die Schale der Belemniten, wie erwähnt, gerade gestreckt. Man unterscheidet an ihnen den gekammerten und mit Sipho versehenen Theil (Phragmoconus), welcher von der eigentlichen Schalenwand (dem Ostracum) umgeben wird; letztere erweitert sich gegen den Kopf des Thieres hin be-

[1]) Es scheint zweifelhaft, ob Spirula einen Ausläufer des Belemnitenstammes darstellt, mit dem sie durch Formen wie Spirulirostra verbunden wäre. Die Lage des Sipho sowie die Orientirung der Schale zum Körper scheint dafür zu sprechen. Die Beschaffenheit der Schale mit ihrer wohl erhaltenen Kammerung und dem Sipho macht es jedoch nicht sehr wahrscheinlich, dass sie einen Rückbildungsprozess durch-

sonders stark (als sog. Proostracum), ohne hier von dem Phragmoconus gefolgt zu sein. Soweit würden sich die Theile der Belemnitenschale mit der Ammoniten- resp. Nautilusschale vergleichen lassen, nunmehr kommt aber auf der dem Proostracum entgegengesetzten Seite, den hinteren Theil des Phragmoconus umfassend und in dessen Verlängerung sich fortsetzend, das meist sehr umfangreiche und von dem ganzen Belemniten gewöhnlich allein erhaltene Rostrum hinzu. Die Schale wurde zu einer inneren, vom Mantel umgebenen, wie man an Belemniten-ähnlichen, besser erhaltenen Formen mit grösster Wahrscheinlichkeit feststellen konnte und wie aus den sog. Gefässeindrücken an der Aussenfläche des Rostrums mancher Belemniten hervorgeht[1]).

Auf die genannten Theile der Belemnitenschale hat man nun die einzelnen Bestandtheile des Sepienschulpes zurückzuführen gesucht (Voltz, Riefstahl No. 39). Der Schulp besteht aus einer flachen Mulde, dem sog. Schild, in dessen Höhlung sich ein dicker Wulst einlagert, der einen lamellären Bau zeigt (Fig. 677 und 678 *A*, *w*). Eine gabelförmige, mit den beiden Enden nach vorn gerichtete, ziemlich breite Leiste *(g)* schliesst sich an die hintere flache Parthie des Wulstes an und bildet, indem sie sich am Hinterende etwas erhebt und nach vorn vorwölbt, eine zuweilen nur flache (Sepia officinalis), bei anderen Sepiaarten jedoch eine ziemlich tiefe Höhlung (Sepia aculeata, Fig. 677).

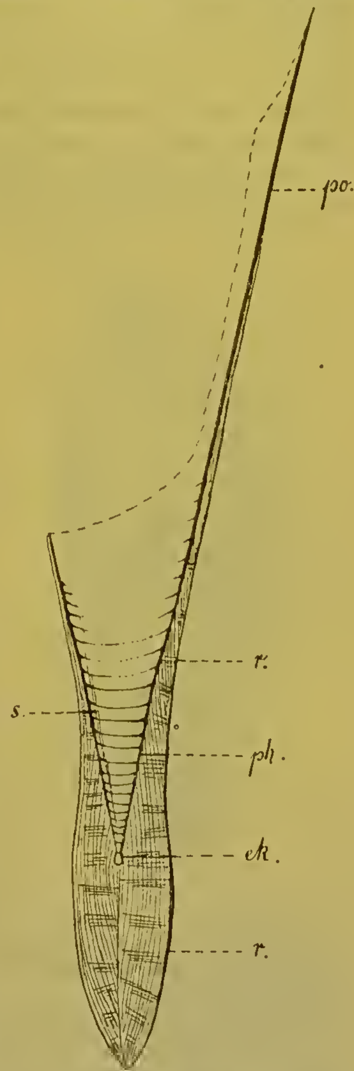


Fig. 676. Medianer Längsschnitt der Schale eines Belemniten (in etwas schematisirter Darstellung).

ek Embryonalkammer, *ph* Phragmocon, *po* Proostracum, *r* Rostrum, *s* Sipho.

Die punktirte Linie deutet den bisher nicht genau bekannten vorderen Rand der Schale an.

Der Schild besteht aus drei Lagen, von denen die äusserste von kalkiger Beschaffenheit ist und wie chagrinirt erscheint. Die mittlere (hornige) Platte ist grösser als die beiden anderen und ragt in Folge dessen an den Rändern vor (Fig. 677 *mp*). Die innere Platte *(ip)*, an welche sich Wulst und Gabel anlagern, ist ebenfalls verkalkt. Der Wulst setzt sich aus Lamellen zusammen, welche sich an den Schild ansetzen und von da aus nach hinten verlaufen, wo sie frei endigen (Fig. 677 und 678 *A*). Die freien Ränder sind durch die äusserlich am Wulst wahrnehmbaren parallelen Streifen bezeichnet. Am Hinterende des Schulpes befindet sich ein Dorn *(d)*, welcher in die Aussenschicht des Schildes übergeht und wie diese aus Kalksubstanz besteht. Die hintere Parthie des Schildes ist abermals von einer Conchyolinlamelle überlagert, welche auch den Dorn umgreift.

machte, welcher zum gänzlichen Verlust des Rostrums führte. Die Schalen anderer recenter Cephalopoden, bei denen wahrscheinlich eine derartige Rückbildung stattfand, erlitten dabei eine starke Veränderung ihres Baues. Man muss jedenfalls daran denken, ob nicht Spirula sich bereits vor dem Erwerb eines Rostrums vom Decapodenstamme abgetrennt haben könne.

[1]) Wir sehen hier davon ab, weil es für unsere Betrachtungen nicht von beson-

Die geschilderten Theile des Sepienschulpes hat man nun so aufgefasst, dass der Dorn sammt der äusseren Kalkplatte dem Rostrum der Belemniten entspräche (vgl. Fig. 676 und 678), welches sich weit auf die eigentliche Schale fortsetzt, so etwa, als wenn das Proostracum der Belemniten noch eine mit dem Rostrum in Verbindung stehende äussere Kalkbekleidung erhielt, wie dies vielleicht auch wirklich der Fall war. Ein ähnliches Verhalten findet übrigens bei Spirulirostra statt, bei welcher Form das Rostrum einen grossen Theil der Schale umfasst (Fig. 675 *r*).

Der eigentlichen Schale, d. h. dem Phragmocon und Proostracum der Belemniten, dürften bei Sepia die beiden inneren Schichten des Schildes, der Wulst und die Gabel entsprechen (Fig. 676—678). Während die beiden äusseren Schichten als die Wand der Schale (Ostracum) aufzufassen sind, würden die Lamellen des Wulstes vielleicht als die Kammerscheidewände anzusehen sein. Diese Lamellen enden, wie erwähnt, nach hinten mit freiem Rande (Fig. 677 und 678), an den Seiten sollen sie sich aber in entsprechende Lamellen der Gabel fortsetzen. Da diese letztere sich über das Hinterende des Wulstes zur Bildung einer ziemlich tiefen Höhlung nach vorn erhebt, so kommt hierdurch wirklich eine dem Phragmocon der Belemniten vergleichbare Bildung zu Stande. Wollte man den Vergleich weiter führen, so würde man die weite Oeffnung der nach hinten gerichteten Kammerscheidewände den Siphonalduten der Ammoniten vergleichen, die aber sehr weit geworden sind und in denen nunmehr ein beträchtlicherer Theil des Körpers ruht.

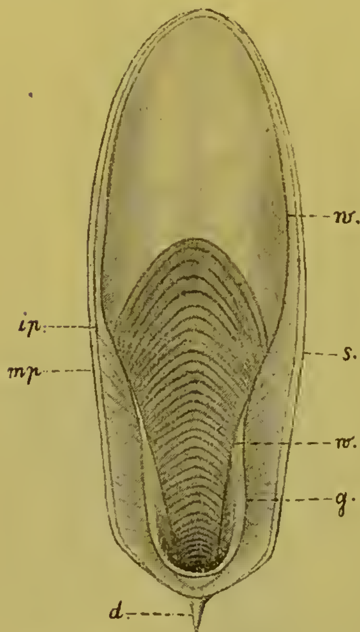


Fig. 677. Schulp der Sepia aculeata von der Ventralfläche gesehen (Original).
d Dorn, *g* Gabel, *ip* Innenplatte, *mp* Mittelplatte des Schildas (*s*), *w* Wulst, die freien Ränder der Lamellen zeigend.

Für diese Auffassung scheint das Verhalten einer fossilen Form (Belosepia) zu sprechen, die im Ganzen einen ähnlichen Schulp besitzt, bei welcher aber der Phragmocon noch ziemlich deutlich vorhanden ist (Fig. 678 *B* und *C*). An Stelle des Sipho befindet sich bei dieser Form ein weiter Trichter (Fig. 678 *B*), welches Verhalten man vielleicht schon als eine Ueberleitung zu demjenigen von Sepia betrachten könnte. Die Verhältnisse des Rostrums sind bei dieser Form ähnliche wie bei Sepia, nur ist dasselbe noch stärker entwickelt (Fig. 678 *A* und *B*[1]).

Fasst man die Lamellen als Kammerscheidewände auf, so ist bemerkenswerth, dass diese bis vorn hin reichen, das Proostracum also gänzlich schwindet, denn der ganze Wulst würde dann dem Phragmoconus entsprechen.

---

derer Wichtigkeit ist, dass bei gewissen Belemniten der hintere Theil des Rostrums jedenfalls in Form eines mehr oder weniger langen Stachels aus dem Mantel vorragte, wodurch das Hinterende des Thieres eine pfeilförmige Gestaltung gewann, eine für die Fortbewegung jedenfalls sehr günstige Einrichtung.

[1]) Bezüglich der vorderen Parthie des Schulpes, von welchem gewöhnlich nur das Hinterende erhalten ist, enthalten wir uns betreffs des Vergleichs mit Sepia eines weiteren Urtheils, doch scheint es möglich, dass auch in dieser Beziehung Uebereinstimmung herrscht.

Zwischen den Lamellen treten viele zarte, dieselben verbindende Kalksäulchen auf, so dass also die Zwischenräume nicht leer sind, wie man es vielleicht erwarten sollte, wenn sie den Kammern entsprächen. Doch würde dieses Verhalten kaum als dem vorgenommenen Vergleich der Sepienschale hinderlich zu betrachten sein, da man eine derartige Veränderung der in anderer Weise functionirenden Schale erklärlich finden wird.

Die Ausbildung der einzelnen Theile des Sepienschulpes ist von Appellöf in eingehender Weise untersucht worden, doch liegt darüber bisher unseres Wissens nur eine kurze, schwedisch geschriebene Mittheilung vor (No. 2), aus der wir nicht zu ersehen vermögen, ob sich daraus für die morphologische Auffassung des Schulpes wichtige Momente ergeben.

Schliesslich scheint es uns nöthig, hervorzuheben, dass der ganze Vergleich der einzelnen Theile der Sepienschale mit denjenigen der Belemniten noch auf recht schwachen Füssen steht, obwohl er an und für sich viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Andere recente Cephalopoden, und zwar besonders auch solche, welche man mit Recht für ursprünglichere Formen als Sepia ansieht, besitzen einen sehr einfach geformten Schulp, welcher höchstens einen hohlen Kegel am Ende trägt (Ommastrephes Fig. 680). Vergleicht man diese Bildung mit dem Phragmocon, so würde der übrige Schulp wohl als Proostracum aufzufassen sein, und es liegt nahe, auch bei Sepia die nach vorn sich vorwölbende Gabel als solchen stark reducirten Phragmocon anzusehen. Dann würde die ganze davor gelegene Parthie (der Wulst) als Proostracum zu betrachten sein, welches vielleicht nur in Anpassung an seine jetzige Function (Erleichterung des Körpergewichtes) eine so voluminöse Ausdehnung erlangt hat. Der lamellöse Bau des Wulstes würde dann auf die schichtenweise Absonderung der Schale, bedingt durch die nöthige Erzeugung von Hohlräumen, zurückzuführen sein, und ihm würde unter diesen Umständen die ihm zugeschriebene höhere morphologische Bedeutung nicht zukommen. Weitere Aufklärungen über die Bedeutung des Sepienschulpes und seine Beziehung zu den Schalen der fossilen Formen müssen von eingehenden paläontologischen und vielleicht auch von ausgedehnteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erwartet werden.

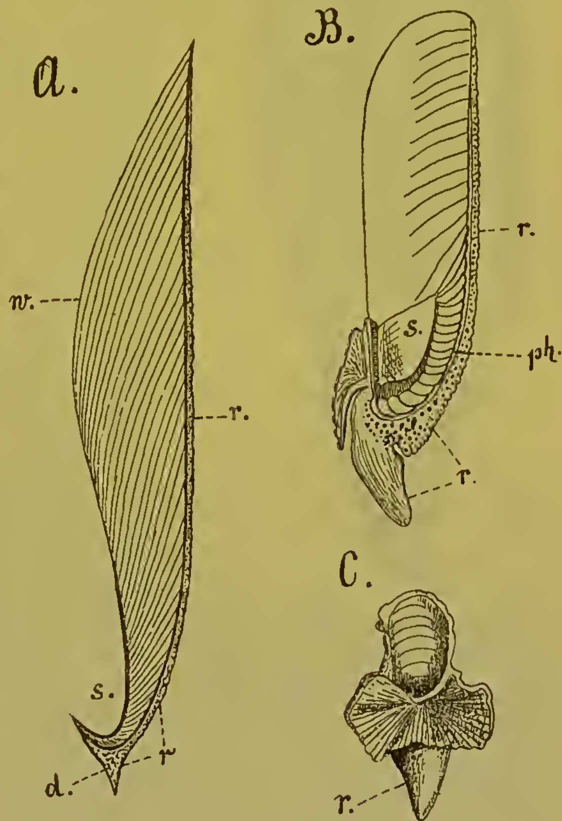


Fig. 678. *A* Sepienschulp längs durchschnitten in schematisirter Darstellung, *B* Schulp von Belosepia Blainvillei, von der Seite dargestellt, *C* dessen hintere Parthie, von der Ventralseite gesehen (*B* und *C* nach Zittel [Handbuch der Palöontologie]).
d Dorn, *ph* Phragmocon, *r* Rostrum, *s* Sipho, *w* Wulst.

Eine Vergleichung des Schulpes mit der Belemnitenschale, wie sie oben versucht wurde, legt es nahe, die Decapoden, bezw. die Dibranchiaten über-

haupt, mit den Belemniten in Beziehung zu setzen. Freilich erscheint dies als gewagtes Beginnen, insofern von den Weichtheilen dieser Cephalopoden Sicheres nicht bekannt ist, aber Formen wie Belemnoteuthis, ein zu triassischer Zeit lebender Cephalopode mit wohlerhaltenem Phragmocon und häkchentragenden Armen, sowie Acanthoteuthis, eine zehnarmige, den recenten Decapoden schon weit näher stehende, ebenfalls mit Haken bewaffnete Form (Jaekel No. 17), weisen mit ziemlicher Sicherheit darauf hin, dass die Dibranchiaten bezw. die Decapoden von belemnitenähnlichen Formen abzuleiten sind.

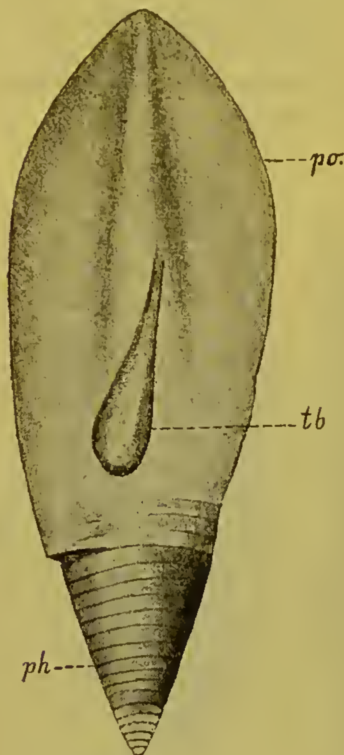


Fig. 679. Schale eines Belemnoteuthis aus dem unteren Lias von Lyme Regis in etwas idealisirter Darstellung (Original[1]).

Die Schale ist von der Ventralseite gesehen; ihr liegt der Tintenbeutel (*tb*) auf. Vom Phragmocon (*ph*) fehlt der hinterste Theil und wurde durch Punktirung angedeutet; am Stück selbst sieht man hier eine Kammerscheidewand von der Fläche, da sie durch Abbrechen des hinteren Theiles freigelegt wurde. *po* Proostracum.

Dass die Schale der Belemniten eine innere, fast ganz vom Mantel umschlossene war, ist nicht zweifelhaft. Von den erwähnten Uebergangsformen weist übrigens Belemnoteuthis an dem noch mit Kammern und Sipho versehenen Phragmocon ein umfangreiches und deutlich umgrenztes Proostracum auf (Fig. 679 *po*), welches in seiner Gestalt an den Sepienschulp erinnert. Das Rostrum ist bei diesen Formen nur noch als schwacher Beleg des Phragmocons vorhanden oder geht wohl auch gänzlich verloren. In dieser Beziehung würden sich die betreffenden Formen also denen nähern, bei welchen man einen Schulp mit hinterem conischen Ansatz findet (Ommastrephes, Onychoteuthis, Taonius, Leachia).

Es dürfte nicht ohne Interesse sein, dass sich bei Ommastrephes an dem Hohlkegel eine regelmässige Querstreifung findet (Fig. 680), welche sich von den Zuwachsstreifen des übrigen Schulpes durchaus unterscheidet und vielleicht als letzter Rest der Kammerung des Phragmocons anzusehen ist. Da Ommastrephes zu den ursprünglichsten der jetzt lebenden Cephalopoden gehört, dürfte eine derartige Auffassung nicht unberechtigt sein. Von Jaekel ist schon darauf aufmerksam gemacht worden (No. 17), dass Ommastrephes auch durch den Besitz von Häkchen einen ursprünglichen, an jene krallentragenden Uebergangsformen (Belemnoteuthis, Acanthoteuthis) erinnernden Charakter aufweist.

Die Rückbildung der Schale geht bei anderen recenten Cephalopoden weiter; so findet man bei älteren Exemplaren von Dosidicus den Endkegel solide, während er bei jungen Thieren noch hohl war (Steenstrup). Bei einigen Loligopsiden ist der Hohlkegel am Ende des Schulpes noch vorhanden, bei anderen schwindet er, und es findet

---

[1]) Die Figur 679 ist nach einem bisher nicht beschriebenen, sehr instructiven Stück aus der Sammlung des Herrn Dr. O. Jaekel angefertigt, welches uns freundlichst zur Verfügung gestellt wurde. Hierfür wie für die Revision der Fig. 676 auch an dieser Stelle besten Dank.

sich nur noch eine solide Anschwellung an seiner Stelle. Schliesslich kommt es zur Bildung einer einfachen hornigen Platte, wie dies z. B. bei Loligo der Fall ist. Auch in der Ontogenie scheint derselbe nicht mehr aufzutreten, soweit bis jetzt bekannt ist.

Aus den angestellten Vergleichen geht mit Sicherheit hervor, dass man es bei dem Schulp der Cephalopoden mit einer inneren Schale zu thun hat. Dafür, wie diese innere Schale aus der äusseren entstanden ist, bietet Spirula noch ein lebendes Beispiel. Wie sich bei Nautilus eine allerdings nur wenig umfangreiche Mantelparthie der äusseren Schalenfläche anlegt, wird diese Umwachsung der Schale durch den Mantel weiter gegangen sein, bis zunächst eine noch nicht völlig vom Mantel umwachsene Schale, wie bei Spirula, zu Stande kam. Bei dieser Umwachsung trat wohl zumeist der Umfang der Schale gegen den des Thieres mehr zurück; gleichzeitig fand eine Lagenveränderung und auch allmählich eine Rückbildung der Schale statt, da dieselbe offenbar nicht mehr in gleicher Weise functionirte wie früher. Ausserdem wurden der ursprünglichen Schale neue Kalkschichten aufgelagert, denn wir finden, dass nur der innere Theil der Belemnitenschale bezw. des Sepiaschulpes der Nautilusschale entspricht; das Rostrum und dessen Fortsetzung als Bekleidung des Proostracums sind secundäre Bildungen. Abgeschieden wurden sie gewiss durch die Manteltasche, welche die Schale umgab. Mit diesem Punkte gelangen wir aber wieder zu der uns hier vor Allem interessirenden Frage nach der Bildungweise der Schale.

Weiter oben wurde gezeigt, wie der Schulp in einer als „Schalendrüse" angelegten Ectodermeinstülpung gebildet wird. Es wäre von Wichtigkeit, zu erfahren, ob diese Schalendrüse dem gleichnamigen Organ der Lamellibranchier und Gastropoden homolog ist oder nicht. Diese Frage wurde seinerzeit schon von Ray Lankester (No. 28) aufgeworfen, aber im Hinblick darauf verneint, dass der Schulp der Belemnitenschale entspräche und in Folge dessen in einer Manteltasche, nicht aber in der primitiven Schalendrüse gebildet werden müsse. Ray Lankester musste diese Ansicht besonders deshalb entschieden vertreten, weil er den Schulp nur den äusseren Theilen der Belemnitenschale für homolog hielt und den Phragmoconus in Abzug brachte.

Bei Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Schalendrüse bei den Cephalopoden wird man von vornherein geneigt sein, diesem schon so früh auftretenden Organ in Folge seiner Lage und



Fig. 680. Hinterer Theil des Schulps eines Ommastrephes, von der ventralen Fläche gesehen (Original).

k kegelförmiger Anhang des Hinterendes, *s* Platte des Schulps, die sich nach hinten verschmälert und gegen den kegelförmigen Anhang wieder verbreitert, *l* die starken hornigen Leisten, zwischen denen der Schulp nur aus einer dünnen, von unregelmässigen Rippen durchzogenem Membran besteht.

Der Schulp stammt von einem Ommastrephes aus dem indischen Ocean.

Ausbildung den gleichen Werth zuzuschreiben, welchen die Schalendrüse bei den übrigen Mollusken besitzt, und wird es in Folge dessen für völlig homolog mit diesem letzteren Gebilde halten. Nichts liegt näher, als eine Bestätigung dieser Auffassung in der Entwicklung der mit äusserer Schale versehenen lebenden Cephalopoden zu suchen. Da dieselbe von Nautilus und Spirula unbekannt und schwer erreichbar ist, so möchte man sich an den einzigen leichter zu erhaltenden Cephalopoden mit äusserer Schale, nämlich an Argonauta halten, wenn derselbe nicht wesentlich veränderte Verhältnisse aufwiese.

Es wurde bereits früher (pag. 1121) gezeigt, dass an den Embryonen von Argonauta zwar eine Schalendrüse auftritt, dass dieselbe aber später wieder schwindet und nicht der definitiven Schale den Ursprung gibt. Die letztere wird nicht innerhalb der Eischale gebildet, wie einige ältere Autoren (Poli, Delle Chiaje No. 9) annahmen, sondern sie entsteht erst später, was übrigens schon von Frau Power, Adams und Kölliker (No. 1 u. 24) beobachtet wurde. Ueber den Ursprung der Schale sind die Angaben ziemlich dunkler und eigenthümlicher Natur. Nach der fast allgemein herrschenden Ansicht soll die Schale von den flächenhaft über sie ausgebreiteten dorsalen Armen abgeschieden werden. Diese an und für sich wenig wahrscheinliche Auffassung wird auch dadurch nicht unterstützt, dass die Regeneration verloren gegangener Schalentheile von innen her erfolgen soll. Man möchte dabei eher an eine Thätigkeit des Mantels denken, der freilich keine engere Verbindung mit der Schale besitzt, so dass sich auch für diese Auffassung keinerlei Anhalt bietet.

Das Schwinden der Schalendrüse beim Embryo von Argonauta zeigt, dass man es in der definitiven Schale nicht mit einer, der Schalen anderer Cophalepoden homologen Bildung zu thun hat. Sollte sich die Schalendrüse wirklich ausgleichen, wie angegeben wird, so könnte die Schale vielleicht aus einer Parthie des Mantels entstanden sein, welche ursprünglich der Schalendrüse entsprach. Das Thier hat zur Schale die gleiche Lagenbeziehung, welche man von den Ammoniten und Nautiliden kennt, während für Spirula dagegen die Orientirung eine andere ist, indem hier nicht die convexe, sondern die concave Seite der Schale der Bauchseite entspricht.

Man hat gerade in neuerer Zeit den Versuch gemacht, die Argonautenschale direct auf die Schalen der Scaphiten zurückzuführen, mit welchen die äussere Form in gewisser Weise übereinstimmt (Steinmann No. 43). Einer solchen Auffassung vermögen wir uns schon deshalb nicht anzuschliessen, weil wir die Argonautenschale nicht für direct homolog mit den Schalen der Ammoniten halten, abgesehen davon, dass sich zwischen das Erlöschen der Scaphiten und das Auftreten der Argonauten ein langer Zeitraum einschiebt, diese letzteren aber mit den übrigen Octopoden zusammengehören und demnach zu den jetzt lebenden übrigen Dibranchiaten enge Beziehungen aufweisen.

Wollte man die Argonautenschale von Schalen wie denjenigen der Scaphiten ableiten, so müsste man ein verhältnissmässig rasches Aufgeben der Schalenkammerung ohne wesentliche Veränderung der äusseren Form annehmen. Nun kehrt aber die Kammerung der Schale und die Art der Verbindung des Thieres mit derselben bei allen Cephalopoden (mit wohlerhaltener Schale) in so stark übereinstimmender Weise wieder, dass es höchst unwahrscheinlich ist, bei Argonauta anzunehmen, sie hätte die Kammerung aufgegeben und dem Seewasser Eintritt in die Wohnkammer gestattet, was zweifelsohne eine totale Aenderung der Lebensweise in sich schloss.

Wenn die Schale der Cephalopoden eine Umgestaltung erfährt, vollzieht sich dieselbe in stetiger Weise, wie dies bei den Formen mit innerer Schale zu erkennen ist. Trotzdem auch bei ihnen die Bedeutung der Schale wesent-

lich modificirt ist, bleibt doch die Kammerung erhalten (Belemniten), und sie schwindet erst, wenn die Rückbildung der Schale den höchsten Grad annimmt (horniger Schulp der Dibranchiaten). Einen ähnlichen Vorgang möchten wir auch bei den Ahnen der Argonauta voraussetzen, und demnach deren Schale, die nur dem Weibchen zukommt und dem Männchen gänzlich fehlt, für eine Neubildung ansprechen.[1])

Der einzige mit äusserer Schale versehene Cephalopode, dessen Embryologie vorläufig zugänglich ist, erweist sich somit als ungeeignet, die Frage nach der Bedeutung der Schalendrüse zu lösen; es bleibt uns daher nur das embryologische Material der mit inneren Schalen versehenen Formen.

Da die als Schalendrüse bezeichnete Einstülpung den ganzen Schulp, also auch die dem Rostrum der Belemniten entsprechenden Theile absondert, und da diese Theile zu der ursprünglichen (Ammoniten- oder Nautilus-) Schale erst hinzugekommen sind, so ist es unzweifelhaft klar, dass die Einstülpung mindestens zum Theil der Manteltasche gleich zu setzen ist, welche die innere Schale beherbergt. Das ausserordentlich frühe Auftreten der Einstülpung deutet aber darauf hin, dass auch bei den Cephalopoden wie bei den übrigen Mollusken die ursprüngliche Schale einer Schalendrüse ihren Ursprung verdankt. Wenn sich dies so verhält, könnte man annehmen, dass die Schalendrüse im Laufe der Entwicklung mit jener secundären Manteltasche in Verbindung getreten sei. Die Lage der primitiven Einstülpung lässt sich mit dieser Vermuthung sehr wohl vereinigen. Eine genügende Beantwortung dieser Frage wird man freilich erst durch die Bildungsweise der Schale bei den recenten Formen mit äusserer Schale, bei Spirula, und vor Allem bei Nautilus erwarten dürfen. Da die erstere dieser beiden Formen sich den Decapoden eng anschliesst und von der letzteren durch die Untersuchung der Ovarien (Owen No. 33) bekannt ist, dass sie, wie die übrigen Cephalopoden, grosse dotterreiche Eier besitzt, so erscheint die Annahme nicht besonders gewagt, dass sich auch bei ihnen im Allgemeinen ähnliche Entwicklungsvorgänge wie bei diesen abspielen, und dass im Besonderen auch die Anlage der Schale ähnliche Verhältnisse wie dort aufweisen möge.

C. Die Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane der Cephalopoden (Geruchs-, Gehör- und Gesichtsorgan) zeigen in ihrer Entwicklung grosse Uebereinstimmung. Sie legen sich alle drei als Einstülpungen des Ectoderms an. Diese einfache Gestaltung einer blossen Ectodermeinstülpung bewahren die Geruchsorgane zeitlebens, während das Gehörorgan und besonders das Auge später vom Ectoderm ganz oder doch theilweise abgetrennt werden und eine hohe Ausbildung erreichen. Doch kann auch hier der Zusammenhang mit dem Ectoderm durch besondere Vorrichtungen (so beim Gehörorgan) oder durch Persistiren der ursprünglichen Einstülpungsöffnung selbst gewahrt bleiben, welcher letztere Zustand durch das Auge von Nautilus repräsentirt wird.

[1]) Unter den Octopoden soll Cirroteuthis einen Schulp besitzen, der den übrigen Octopoden fehlt. Leider ist die Natur dieses Gebildes nicht recht sicher festgestellt. Ist es ein wirklicher Schulp, so würde er gewiss wie bei den Decapoden von der Schalendrüse aus entstehen, und man würde annehmen dürfen, dass auch Formen wie Octopus und Argonauta, welchen eine Schalendrüse zukommt, früher rudimentäre Schalen besessen haben. Dann würde eine Homologisirung des Argonautengehäuses mit einer echten Cephalopodenschale auch schon dadurch wegfallen.

Das Geruchsorgan.

Im Gegensatz zu den Augen und Gehörbläschen treten die Geruchsorgane erst spät am Embryo auf. Bei Sepia, wo dieselben von Zernoff (und früher von Kölliker) beobachtet wurden, erscheint erst zu der Zeit, wenn schon sämmtliche Arme, der Trichter und die Chromatophoren gebildet sind, hinter jedem Auge ein rundlicher Höcker. Indem sich die Ränder desselben erheben und sodann gegen die Mitte hin neigen, kommt eine Einstülpung des Ectoderms zu Stande, welche zunächst ein ziemlich flaches, sackförmiges Gebilde darstellt, dessen Boden stark verdickt ist, während die Decke aus einer dünneren Zellenlage besteht. Die Riechgrube bleibt durch eine weite Mündung nach aussen geöffnet.

Die Ectodermzellen nehmen zunächt am Boden des Organs die Gestalt der spindelförmigen, in ein steifes Haar ausgehenden Sinneszellen an, die bei Eledone allein in dem Riechorgan zwischen den Epithelzellen angetroffen werden, während bei Sepia und Loligo ausserdem die stark in die Länge gestreckten Epithelzellen mit beweglichen Flimmerhaaren bedeckt sind. Später vertieft sich das Organ und nimmt die Taschenform an, welche es gewöhnlich beim ausgebildeten Thier zeigt.

Die Papillen, die bei Argonauta an Stelle der Riechgrübchen vorhanden sind, setzt Kölliker den Höckern gleich, welche bei anderen Cephalopoden ontogenetisch der Einstülpung vorausgehen, und hält sie somit für einen niederen Entwicklungszustand des Geruchsorgans.

Den Geruchsorganen (Osphradien), welche wir bei den übrigen Mollusken, speciell bei den Gastropoden, kennen lernten, können die besprochenen Organe der Cephalopoden nicht entsprechen, da sich jene neben den Kiemen finden und derartige Osphradien bei Nautilus ebenfalls noch vorhanden sind.

Das Gehörorgan.

Das Auftreten der sog. Hörbläschen ist bei den meisten der auf ihre Entwicklung untersuchten Formen beobachtet worden, und es wurde auch hier bereits verschiedentlich angemerkt (vgl. Fig. 656—658 pag. 1112, Fig. 662 pag. 1120, 666 pag. 1125 und Fig. 668 pag. 1128). Schon Kölliker beschäftigte sich eingehend mit ihrer (späteren) Bildung und sie wurden dann von Ray Lankester und besonders von Grenacher genau studiert.

Die Lagerung der Otocysten am Embryo ist aus jenen Figuren zu ersehen. Sie werden als Einsenkungen des Ectoderms gebildet (Fig. 681 *A*), welche sich allmählich vertiefen und zu den bläschenförmigen Gebilden umgestalten (Fig. 681 *B* und *C*). Die Einstülpungsöffnung schliesst sich nicht direct, sondern sie geht in ein schlauchförmiges Gebilde über, welches an dieser Stelle am Hörbläschen entsteht (*B* und *C*). Dieser schon von Kölliker beschriebene und nach ihm (von Grenacher) als Kölliker'scher Gang bezeichnete Anhang scheint anfangs mit der Aussenwelt zu communiciren, soll aber später von der Oberfläche abgeschnürt werden und blind enden. Das Innere des schlauchförmigen Anhangs kleidet sich mit Wimpern aus, welche gegen die Oeffnung des Hörbläschens zu gerichtet sind und lebhaft schlagen. Dieser Anhang wurde auch beim ausgebildeten Thier aufgefunden. Balfour vergleicht ihn mit dem Recessus vestibuli der Wirbelthiere, jenem blinden Anhang der

primitiven Hörblase, welche ihrer früheren Verbindung mit der Einstülpungsstelle entspricht.

An der Wand des Hörbläschens, welches der Einmündungsstelle des KÖLLIKER'schen Ganges ungefähr gegenüber liegt, verdickt sich das Epithel zur Bildung einer Crista acustica, und hier findet sodann die Ausscheidung des bohnenförmig oder rundlich gestalteten Otolithen statt (Fig. 681 *D*).

Ihre weitere Ausbildung erhalten die Hörbläschen durch fernere Differenzirung der Crista acustica, welche letztere sich eine weite Strecke an der Wand des Hörbläschens ausdehnt. In regelmässiger Weise angeordnete Zellen der Crista strecken sich in die Länge, und ihr inneres freies Ende löst sich zu einem Besatz feiner Härchen auf. So entstehen die Sinnesepithelien, welche die von KOWALEVSKY und OWSJANNIKOW beschriebene Gehörleiste (und wahrscheinlich auch die erst später zur Ausbildung kommende Gehörplatte) zusammensetzen. In Verbindung mit dem in Bildung begriffenen Sinnes-Endapparat glaubte GRENACHER in Form eines zarten fibrillär gestreiften Stranges auch den Nerven zu erkennen, welcher Ausläufer zu den Zellen abgab.

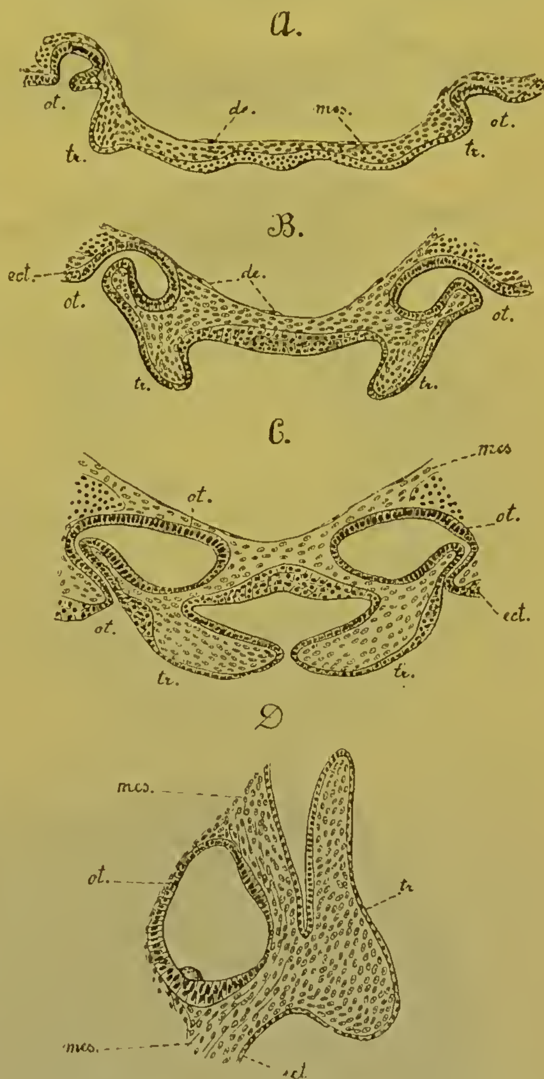


Fig. 681. *A—D* Schnitte durch die Trichtergegend verschieden alter Embryonen von Loligo vulgaris (Original).

A—C sind Querschnitte, *D* ein Sagittalschnitt. Die Bilder sind etwas schematisirt. Der Dotter wurde weggelassen.

de Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm, *ot* Otocyste, *tr* Trichterfalten.

Während der geschilderten inneren Ausbildung der Hörbläschen veränderten dieselben ihre Lage, indem sie allmählich von den Seiten her unter den Trichter rückten (Fig. 681 *A—C*), wo sie sich in enger Berührung mit den Ganglien finden (Fig. 673 *ot*, pag. 1136 und 683 *ac*). Sie sind jetzt äusserst umfangreich. Schliesslich drängen sie sich direct an einander und platten sich gegenseitig etwas ab, wie bei den GRENACHER'schen Embryonen und bei Sepia beobachtet wurde. Sie senken sich dann in zwei runde Höhlungen des Kopfknorpels ein, welche Lagerung sie auch beim ausgebildeten Thier zeigen.

Die Augen.

Eingehende Studien über die Entstehung der Cephalopodenaugen sind besonders von GRENACHER (No. 14), RAY LANKESTER (No. 29) und BOBRETZKY (No. 4) angestellt worden.

Ueber die Orientirung der Augenanlagen am Embryo geben die Figuren 655—669 pag. 1110 ff. Auskunft. In Verbindung mit jenen umfangreichen Vorwulstungen am Embryo, welche den beiden Augen entsprechen, nehmen diese selbst als weite, ziemlich flache Einsenkungen des Ectoderms ihren Ursprung (Fig. 682). Der Boden dieser Einsenkung verdickt sich bald erheblich, und er wird von dem gegen die Mitte hin vorwachsenden Rand überdeckt (Fig. 682 *B*). So kommt ein Bläschen mit dünner äusserer und verdickter innerer Wandung zu Stande, welches durch eine kleine Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Die innere Wand dieser Blase liefert später die Retina, die äussere Wand einen Theil der Linse und des Ciliarkörpers.

Fig. 682. Querschnitte zweier verschiedener Stadien der Augen von Loligo (nach Ray Lankester aus Balfour's Handbuch). Das Ectoderm ist dunkel gehalten.

Es ist von grossem Interesse, dass dieses Entwicklungsstadium des Auges bei einem Cephalopoden, nämlich bei Nautilus, zeitlebens erhalten bleibt. (Fig. 685 *A*.) Das ausgebildete Auge von Nautilus entspricht der primitiven Augenblase, deren Höhlung von der Retina, dem umgewandelten Ectoderm, ausgekleidet wird und durch eine Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. In Folge dieses Verhaltens wird

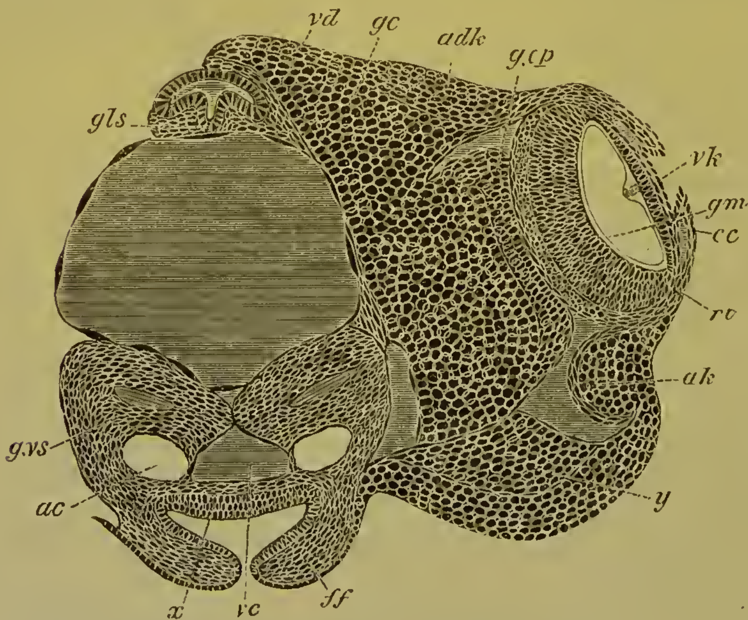


Fig. 683. Querschnitt durch den Kopf eines älteren Embryos von Loligo (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).
ac Otolithenblase, *adk* Augenknorpel, *ak* und *y* Seitenknorpel und weisser Körper, *cc* Iris, *ff* Trichterfalte, *gc* Cerebralganglion, *gm* Membrana limitans, *gls* Speicheldrüsengang, *g.op* Ganglion opticum, *g.vs* Visceralganglion, *rt* Retina, *v.c* Vena cava, *vd* Vorderdarm, *vk* Ciliarregion des Auges, *x* verdicktes Ectoderm am Trichterboden.

das Sinnesepithel direct vom Seewasser bespült, und sein ectodermaler Charakter tritt hierdurch recht deutlich zu Tage. Augen von ähnlicher primitiver Beschaffenheit lernten wir bereits bei einigen niederstehenden Gastropoden kennen (pag. 1067 Fig. 630).

Bei den dibranchiaten Cephalopoden erhebt sich das Auge auf eine weit höhere Stufe. Seine Ausbildung schreitet zunächst in der Weise fort, dass sich die primitive Augenblase schliesst und ihre Abschnürung vom Ectoderm erfolgt. Dann schieben sich zwischen letzteres und ihre äussere Wand Mesodermzellen ein, ein Vorgang, dessen Beginn schon in Fig. 682 *B* angedeutet ist. Nach erfolgter Abschnürung der Augenblase lässt sich dieses Stadium mit dem bleibenden Zustand der Gastropodenaugen vergleichen (Fig. 685 *B*).

Ueber der Augenblase erhebt sich nunmehr eine Ringfalte, wodurch eine Einsenkung zu Stande kommt, welche jener primitiven Augengrube stark ähnelt (Fig. 683). Ungefähr gleichzeitig mit diesem Vorgang begann an der Innenfläche der äusseren Augenblasenwand die (cuticulare) Abscheidung eines zapfenförmigen Gebildes (Fig. 683), welches die erste Andeutung der Linse darstellt. Eine Vergrösserung dieser Anlage erfolgt durch Ablagerung von concentrischen Schichten (Fig. 684 *A*).

Die Linse des Cephalopodenauges wird nicht nur von der äusseren Wand der primitiven Augenblase geliefert, sondern an ihrer Bildung betheiligt sich ausserdem der Boden jener zweiten über der Augenblase entstandenen Einstülpung (Fig. 683). Von ihr aus wird ein vorderes, allem Anschein nach kleineres Segment der Linse gebildet (Fig. 684 *A* und *B*). Die früher über der Linse gelegenen Zellschichten werden dabei allmählich aufgebraucht (Fig. 683 und 684).

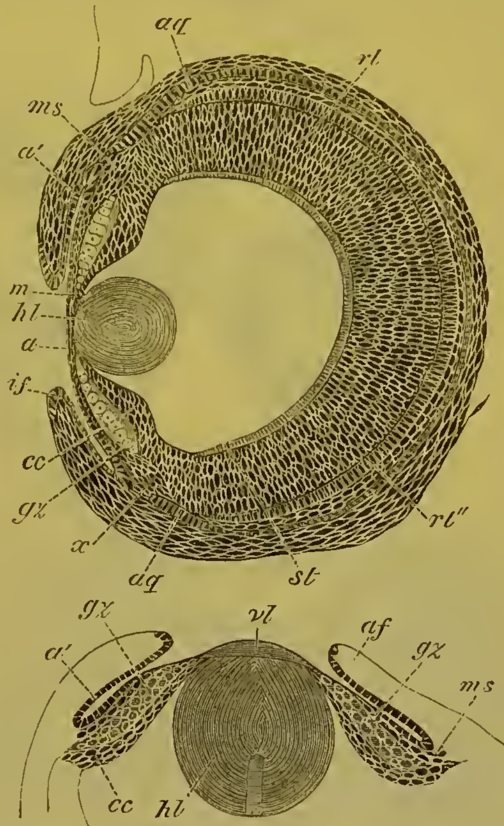


Fig. 684. Schnitte durch verschiedene Stadien des Auges von Loligo (nach Bobretzky aus Balfour's Handbuch).

a und *a'* das Epithel der vorderen Augenkammer, *af* Irisfalte, *aq* äquatorialer Augenknorpel, *cc* kleine Ectodermzellen des Ciliarkörpers, *gz* grosse Zellen des Ciliarkörpers (*m*), *hl* innere Parthie der Linse, *if* Irisfalte, *ms* Mesodermgewebe des Ciliarkörpers, *rt* innere, *rt''* äussere Schicht der Retina, *st* Stäbchen, *vl* vordere Parthie der Linse.

Die primitive Augenblase und die darüber liegende Einstülpung liefern auch den Ciliarkörper, indem die nach aussen gerichtete Wand der ersteren und der Boden der letzteren zu dessen Bildung zusammentreten (Fig. 684 *A* und *B*). Das zwischen diesen beiden ectodermalen Zellschichten vorhandene Mesoderm gibt wohl der Muskulatur des Ciliarkörpers ihren Ursprung. Der vordere oder äussere Theil jener Einstülpung (oder besser Falte) wird zur Iris des Cephalopodenauges (Fig. 684 und 685). Mesodermelemente sind auch in diese vordere Falte in Menge eingedrungen.

Indem nun das soweit ausgebildete Auge nochmals von einer Ringfalte überwachsen wird, kommt die Cornea zu Stande (Fig. 685 *C*). Diese Falte gelangt bei vielen Cephalopoden (den Oigopsiden) nicht

zum Schluss, sondern die Cornea behält eine, oft ziemlich weite Oeffnung, durch welche das Seewasser in die vordere Augenkammer eindringen kann, während bei anderen Tintenfischen (den Myopsiden unter den Decapoden und bei den Octopoden) die Cornea bis auf eine minimale Oeffnung verwächst oder zu völligem Schluss gelangt, so dass dann eine Communication der vorderen Augenkammer mit dem Meerwasser nicht mehr stattfindet. Eine abermalige Faltenbildung in der Umgebung des Auges lässt das bei einigen Cephalopoden (besonders bei den Octopoden) auftretende Augenlid entstehen (Fig. 685 *C*, *Int.*[4])

Man sieht aus dem geschilderten Entwicklungsgang des Cephalopodenauges, dass dasselbe eine grosse Vollkommenheit in seiner Ausbildung

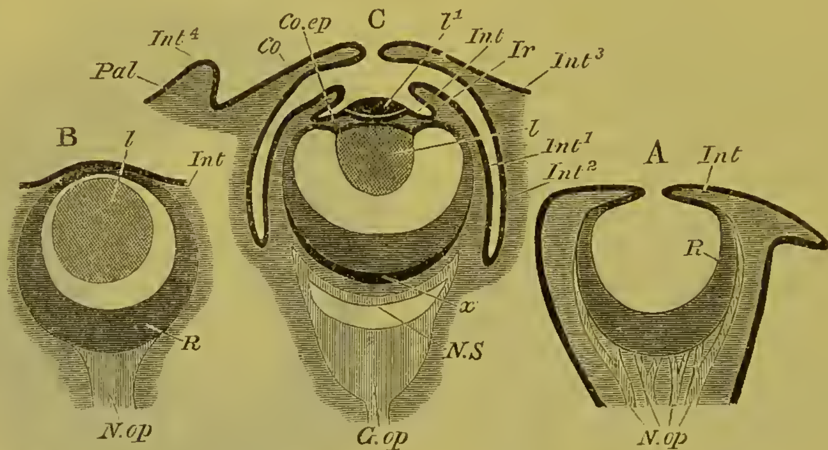


Fig. 685. Schematische Darstellung der Augen von Nautilus (*A*), eines Gastropoden (*B*), eines oigopsiden Cephalopoden (*C*) (nach GRENACHER aus BALFOUR's Handbuch).

Co Cornea, *Co.ep* Epithel des Ciliarkörpers, *G.op* Ganglion opticum, *Int*—*Int*[4] Integument (Ectoderm), *Ir* Iris, *l* Linse, l^1 äusserer Abschnitt der Linse, *N.op* Nervus opticus, *N.S* Nervenschicht der Retina, *Pal* Augenlid, *R* Retina, *x* äussere Schicht der Retina.

erreicht, wie dies übrigens schon vom ausgebildeten Auge zur Genüge bekannt ist.

D. Das Nervensystem.

Das Nervensystem wurde von den Forschern, welche seine Entstehung genauer untersuchten, in übereinstimmender Weise auf das Mesoderm zurückgeführt (RAY LANKESTER, USSOW, BOBRETZKY). Neuerdings hat VIALLETON auch die Bildung des Nervensystems studiert und gefunden, dass die Ganglien durch Verdickungen der Aussenschicht gebildet werden; aber diese Verdickungen liefern zugleich mesodermales Gewebe. Andere ähnliche Verdickungen des Ectoderms sind hauptsächlich Bildungsherde des Mesoderms[1]). Sonach ist auch bei dieser Auffassung kein scharfer Unterschied zwischen dem in Bildung begriffenen centralen Nervensystem und dem Mesoderm vorhanden. Demgegenüber muss betont werden, dass auch bei den Cephalopoden wie bei den übrigen Mollusken das Nervensystem rein ectodermalen Ursprungs ist (KORSCHELT No. 25).

[1]) Man vgl. hierzu auch weiter unten pag. 1157.

Das Cerebralganglion entsteht in Form einer Ectodermverdickung über der Anlage des Vorderdarms. Bevor sich der letztere einsenkt, wird das Ectoderm über dieser Gegend mehrschichtig (Fig. 671 *D*, *ect*, pag. 1133). Anfänglich noch dünn, erreicht diese Ectodermschicht bedeutendere Stärke, wenn sich erst der Vorderdarm eingestülpt hat. (Fig. 686 *A*, *cg*). Es bildet sich hier eine voluminöse Ganglienmasse, welche aus zwei durch eine anfangs breite, später schwächer werdende

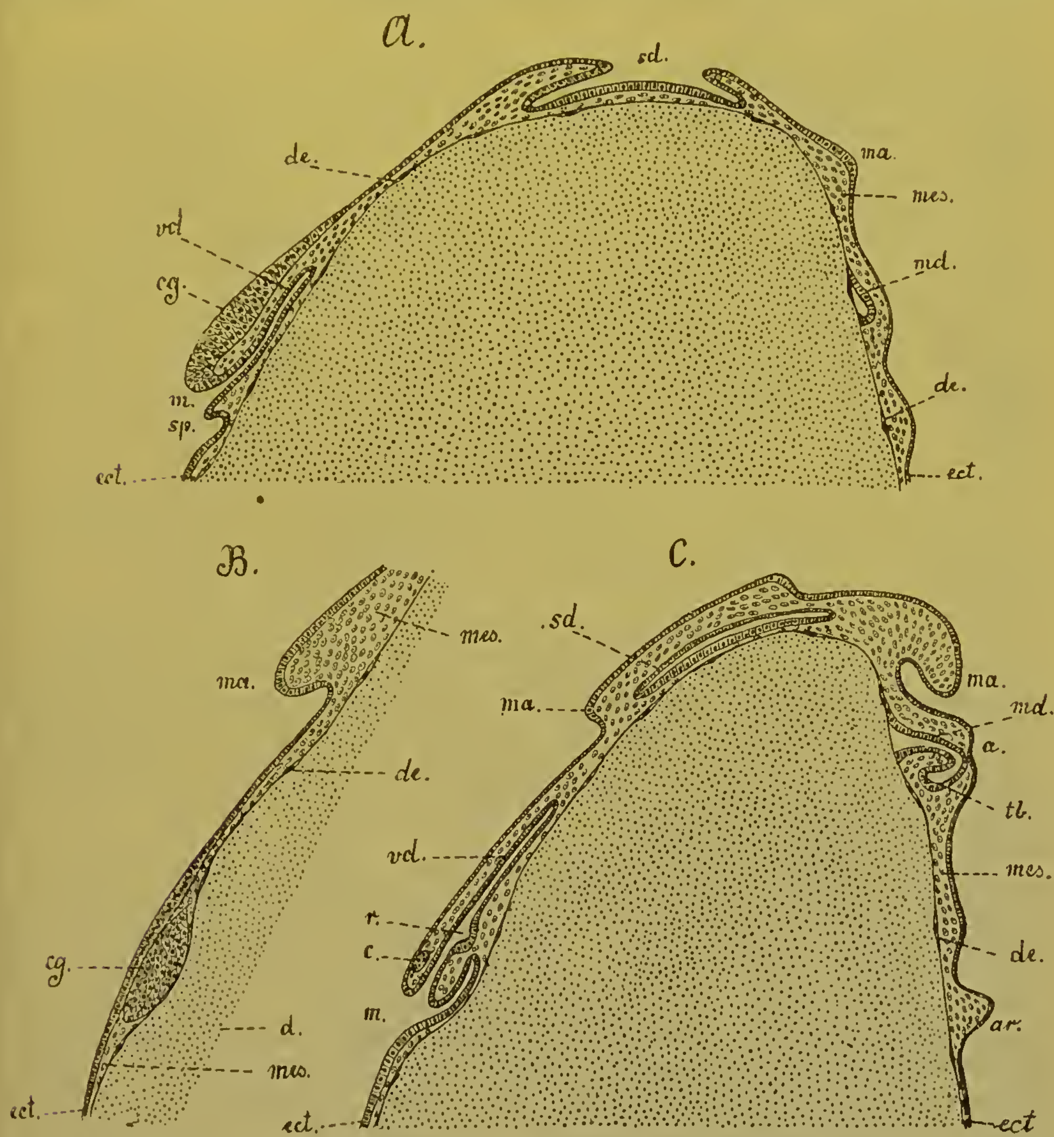


Fig. 686. *A—C* Sagittalschnitte durch verschieden alte Embryonen von Loligo vulgaris in etwas schematisirter Darstellung (Original).
Der Schnitt der Figur *B* ist neben dem Munde geführt.
a Gegend des Afters, *ar* Armanlage, *c* Cerebralcommissur, *cg* Cerebralganglion, *d* Dotter, *dc* Dotterepithel, *ect* Ectoderm, *m* Mund, *ma* Mantelrand, *md* Mitteldarm, *mes* Mesoderm (nur angedeutet), *r* Radulatasche, *sd* Schalendrüse, *sp* Speicheldrüse, *tb* Tintenbeutel, *vd* Vorderdarm.

Commissur verbundenen Parthien, den beiden Hälften des Cerebralganglions, besteht. Dieselben lösen sich aus der Verbindung mit der oberflächlichen Ectodermschicht und erscheinen im Sagittalschnitt (Fig. 686 *B*) als spindelförmige Körper. Das Ectoderm stellt an der Bildungs-

stätte der Cerebralganglien (über dem Munde) nunmehr wieder eine dünne Zellschicht dar (Fig. 686 *B* und *C*). Im Medianschnitt erkennt man hier die Cerebralcommissur (*c*).

Die paarige Anlage des Cerebralganglions ist schon früher beobachtet worden (von den oben genannten Forschern, sowie von Grenacher. Durch bedeutende Massenzunahme der beiden Ganglien verschmelzen dieselben schliesslich mit einander. In Folge der Wachsthumsprocesse erfährt das Cerebralganglion gegenüber dem Munde eine auffällige Lagenveränderung (Fig. 673 pag. 1136).

Ebenfalls als massige Verdickung des Ectoderms der Kopfparthie werden die **Augenganglien** gebildet. Sie stehen mit der zum Cerebralganglion werdenden Ectodermverdickung in directer Verbindung und schieben sich bald unter die Augenblase ein, welcher Vorgang offenbar zu der Angabe der Autoren führte, das Ganglion opticum entstehe nach innen von der Augenblase aus dem dort gelegenen mesodermalen Zellenmaterial. Das Ganglion opticum zeigt schon bald eine innige Verbindung mit der Augenblase, die jedenfalls zur Bildung des Sehnerven führt.

Wie die übrigen Ganglien sollten auch die **Pedal- und Visceralganglien** durch Differenzirung der zwischen Ectoderm und Darmcanal gelegenen Zellenmasse ihren Ursprung nehmen. In Wirklichkeit entstehen sie durch Ectodermverdickungen an den ventralen Parthien des Embryos. Ebenso wie das Cerebralganglion setzt sich auch das Visceral- und Pedalganglion aus zwei getrennt entstehenden Theilen zusammen. Die beiden Zellenhaufen, welche das erstere liefern, liegen hinter dem Hörbläschen, die des Pedalganglions vor demselben (Bobretzky, Ussow Fig. 673 pag. 1136).

Im Laufe der Entwicklung nähern sich die genannten drei Ganglien einander allmählich mehr und mehr und rücken mit dem Schwinden des Dottersackes gegen den Vorderdarm, wo sie sich schliesslich in der Weise vereinigen, dass Visceral- und Pedalganglion mit einander verschmelzen, und dadurch die untere Schlundmasse bilden, während diese sich mit dem Cerebralganglion nur durch eine breite hintere und eine schmale vordere Commissur verbindet.

An der unteren Schlundmasse wird der vordere, etwas mehr abgesetzte Abschnitt, in welchen jene schmale Commissur einmündet, als Brachialganglion unterschieden. Dieser Theil differenzirt sich zu einer Zeit vom Pedalganglion, wenn dieses noch nicht mit dem Visceralganglion verschmolzen ist (Pelseneer). Nach demselben Autor, welcher damit Bobretzky's Beobachtung bestätigt, sollen auch die Buccalganglien auf ähnliche Weise ihren Ursprung nehmen, indem sie sich von dem Cerebralganglion abschnüren und nach vorn rücken, während Ussow angibt, dass sie sich in analoger Weise wie die Hauptganglien isolirt anlegen und sich erst später mit diesen vereinigen. Die gleiche Entstehungsweise vertritt Ussow auch für das Ganglion splanchnicum und die Ganglia stellata.

Die Ganglien machen sich dadurch als solche leicht erkennbar, dass schon bald nach ihrem Auftreten die Differenzirung einer zelligen Aussenschicht und einer centralen Fasermasse in ihnen erfolgt.

Die Verbindung der Ganglien mit den Sinnesorganen und den peripheren Theilen des Körpers geht erst etwas später vor sich, und zwar nimmt Ussow an, dass sich Zellen derselben Schicht, aus welcher die Ganglien hervorgingen, in die Länge strecken und so die Nervenfasern liefern, ähnlich wie es auch für die Gastropoden angegeben wurde (pag. 1063).

Die Auffassung der einzelnen Abschnitte des Nervensystems ist nicht allgemein diejenige, welche in Obigem angenommen wurde. So hat man den vorderen Theil der unteren Schlundmasse, das Brachialganglion, als einen Theil des Cerebralganglions angesehen, welches sich durch starke seitliche Ausbreitung seines vorderen Abschnittes schliesslich bis unter den Oesophagus erstreckte, hier in der Mittellinie verschmolz und dann diesen vorderen Theil bis auf eine verbindende Commissur von sich abschnürte (v. Jhering, Grobben No. 16). Zu dieser Auffassung wurde man hauptsächlich durch die Innervirungsverhältnisse geführt.

Vom Brachialganglion werden die Arme mit Nerven versorgt; es sollen aber einige dieser Nerven nicht im Brachialganglion wurzeln, sondern durch die vordere Commissur hindurch in das Cerebralganglion treten (Dietl No. 10). Daraus und aus den bei Nautilus sich findenden Verhältnissen hat man auf eine Zugehörigkeit des Brachialganglions zum Gehirn geschlossen. Bei Nautilus entspringen die Tentakelnerven grösstentheils von demjenigen Theil des mittleren Schlundringes, welchen man als Pedalganglion deuten könnte, zum Theil aber liegt ihr Ursprung noch oberhalb der Wurzel des Sehnerven, so dass sie sich dadurch als Gehirnmasse zu erkennen geben. Jener als Pedalganglion gedeutete Theil des mittleren Schlundringes müsste dann ebenfalls zum Cerebralganglion gerechnet werden, da man nicht eine Anzahl von Tentakelnerven als Hirnnerven und die anderen als Pedalnerven ansprechen kann.

Die ganze Frage ist von Wichtigkeit wegen der Auffassung der Arme, welche man bei dieser Innervirung vom Gehirn aus als Kopfanhänge zu betrachten hätte, während sie als Theile des Fusses anzusehen wären, wenn ihre Nerven vom Pedalganglion stammten. Es sind in neuerer Zeit einige entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Gründe gegen die erstere und zu Gunsten der letzteren Auffassung geltend gemacht worden. Zunächst bildet sich nach Pelseneer, wie schon erwähnt, das Brachialganglion durch Abschnürung vom Pedalganglion, steht also keineswegs zum Cerebralganglion in der früher vermutheten innigen Beziehung.

Bevor die Abtrennung des Brachialganglions vom Pedalganglion stattfand, zog von der vorderen Parthie des (primitiven) Pedalganglions ein nervöser Strang zu den Armen hin, während sich ein ähnlicher Strang von der hinteren Parthie des Ganglions zum Trichter begab. Letzterer, dessen pedale Natur kaum angezweifelt wird, empfängt also nach Pelseneer's Darstellung in dieser frühen Zeit seine nervösen Elemente von demselben Ganglion, welches auch die Arme damit versorgt.

Ein weiterer Grund für die Pedalnatur der Arme muss darin gefunden werden, dass nach der Angabe von Jatta (No. 18) die Armnerven im Pedalganglion wurzeln, dass also ein Uebergang derselben in das Cerebralganglion nicht stattfindet. Pelseneer weist ferner mit Recht darauf hin, dass die Arme ihrer Entstehung nach sich sämmtlich als ventrale Gebilde (auch durch die Art ihrer Innervirung) documentiren und dass die dorsalen Arme erst im Laufe der Entwicklung diese Lage annehmen (vgl. oben pag. 1119). Erst mit der Verlagerung der Arme nach vorn und theilweise nach der Dorsalseite macht auch die sie innervirende, ursprünglich dem Pedalganglion angehörende Parthie des centralen Nervensystems eine Verschiebung in dorsaler Richtung durch (Pelseneer No. 38). Von Bedeutung für diese Frage dürften auch J. Steiner's physiologische Versuche sein (Sitz.-Ber. Akad. Berlin 1890), welche bei Zerstörung des Pedalganglions eine Lähmung der Arme ergaben und letztere somit als dem Bereich des Fusses zugehörig erscheinen liessen.

Alles dies spricht sehr dafür, dass man in den Armen nicht, wie es von vornherein scheint, Kopfanhänge zu sehen hat, sondern sie eher als stark modificirte Theile des Fusses betrachten muss (vgl. hierzu auch pag. 1176).

E. Das Knorpelskelet.

Die einzelnen Theile des Knorpelskeletes werden von den Autoren (Metschnikoff, Ussow) als ectodermale Bildungen hingestellt, welche allmählich ins Innere verlagert werden. Nach dem, was wir aus Bobretzky's bildlicher Darstellung über die Entstehung des Augenknorpels entnehmen können, scheint diesen zuerst überraschenden Bildungsmodus der Knorpel zu bestätigen. Man sieht vor jedem Auge das Ectoderm in eine starke Verdickung übergehen, welche in Folge der früher bei der Entstehung des Auges beschriebenen Faltenbildung mehr nach innen zu liegen kommt. Wenn auch jene Abbildungen überzeugend scheinen, so müssen wir dennoch der Vermuthung Raum geben, dass vielleicht doch eine Abgrenzung der oberflächlichen Zelllage von jener Verdickungsschicht constatirt werden könnte und diese letztere dann dem Mesoderm zuzurechnen wäre.

F.. Die Kiemen.

Die Kiemen sahen wir beim Embryo als papillenförmige Erhebungen vor dem Mantel neben der Aftergegend auftreten (656 *C* und *D*, *k* pag. 1112) und allmählich vom Mantel überwachsen werden (Fig. 657 und 658 *B* pag. 1114 ff.). Sie kamen dadurch in die Mantelhöhle zu liegen (Fig. 660 *A* und 661 *k*). Schon vorher platteten sie sich ab, und auf ihren Flächen entstanden Faltungen, durch welche die zweireihig gefiederte Kieme zu Stande kam, wie sie für so viele Mollusken charakteristisch ist (vgl. pag. 966 und 1076).

Die Entwicklung der Kiemen ist von Joubin sehr eingehend an Sepia studiert worden (No. 20). Sie besteht weiterhin in einer abermaligen Faltung der durch den ersten Faltungsprocess gebildeten Blättchen, und indem dieser Process sich nochmals wiederholt, erleiden auch die secundär entstandenen Blättchen wiederum eine Faltung, so dass dadurch die ziemlich complicirte, aus drei auf einander senkrechten Faltensystemen bestehende Kieme zu Stande kommt, wie sie den Cephalopoden eigen ist.

Nach Joubin bildet das Mesoderm das treibende Moment in der Entwicklung der Kiemen und bedingt durch seine starke Vermehrung das Wachsthum und die Formveränderungen derselben. Die noch papillenförmige Kiemenanlage setzte sich aus der oberflächlichen Ectodermschicht und einem massigen Mesoderm zusammen (Fig. 674 *k* pag. 1137). Auch die junge, noch wenig differenzirte Kieme ist dicht von Mesodermgewebe erfüllt, in welchem dann später in gewöhnlicher Weise durch Auseinanderweichen der Zellen die Hohlräume der Blutgefässe gebildet werden. Nur die stärkeren Gefässe erhalten bald eine besondere Wandung. Das in der Axe der Kiemen (Mittellamelle) gelegene zuführende (venöse) und abführende (arterielle) Gefäss kommen mit den Hauptblutgefässen im Körper in Verbindung, und zwar soll das abführende Gefäss jeder Kieme an seiner Basis zur Bildung je eines Vorhofes Anlass geben. Bei anderen Mollusken sahen wir die Bildung der Vorhöfe vom Cölomsack aus erfolgen, ähnlich wie diejenige des Ventrikels. Vorsicht wird also bezüglich der vorliegenden Angaben geboten sein.

G. Die mesodermalen Bildungen.

Die Entstehung des Mesoderms und der aus ihm hervorgehenden Organe ist bei den Cephalopoden noch recht unvollkommen bekannt, so dass wir dieses Capitel ziemlich rasch absolviren können. Wir werden uns hier hauptsächlich an die älteren Untersuchungen von Bobretzky und Ussow zu halten haben, und müssen verschiedentlich auf die Verhältnisse im ausgebildeten Zustand Bezug nehmen.

Bezüglich der ersten Anlage des Mesoderms wurde schon früher berichtet, dass es in jener peripheren Verdickung der Keimscheibe (Fig. 652—654 pag. 1105 ff. und Fig. 671 pag. 1133) mit enthalten ist und nach Differenzirung des Entoderms zwischen diesem und dem Ectoderm liegt. Anfangs bildet es also eine ringförmige Verdickungsschicht, die sich dann sowohl nach der Mitte der Keimscheibe, als auch nach dem Rande ausbreitet. Es gewinnt somit einen ganz bedeutenden Umfang gegenüber den beiden anderen Schichten (Ectoderm und Entoderm, Fig. 671 und 672).

Nach Vialleton's schon erwähnter Auffassung erfolgt eine Abspaltung mesodermaler Theile von der Aussenschicht auch noch dann, wenn nach der hier gegebenen Darstellung die Keimblätter längst differenzirt sind. Auch in weit späteren Stadien, wenn die Organe bereits angelegt und zum Theil schon weit ausgebildet sind, findet noch eine derartige Lieferung von Zellenmaterial durch das Ectoderm statt. Vialleton vergleicht diesen Vorgang mit dem besonders von Kleinenberg für die Anneliden beschriebenen Bildungsmodus des „Mesoderms“ (vgl. pag. 194) und will diesem letzteren ebenfalls nicht den Werth eines gesonderten Keimblattes zuerkennen. Eine derartige Auffassung lässt sich gerade bei den Cephalopoden noch am chesten verstehen, bei denen die Verhältnisse der Keimblätterbildung offenbar durch den grossen Dotterreichthum der Eier stark beeinflusst werden und wie verwischt erscheinen, doch dürfen wir nach unseren früheren Ausführungen über die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems auch bezüglich des Mesoderms noch eine weitere Klärung dieser Verhältnisse erwarten.

Bei den Cephalopoden, besonders Nautilus, und den Decapoden ist die **secundäre Leibeshöhle (das Cölom)** sehr wohl entwickelt und umgibt das Herz mit den zu- und abführenden Gefässen, die Kiemenherzen, die Pericardialdrüse, die Geschlechtsorgane und den Magen, also eine ganze Reihe voluminöser Organe (Grobben No. 15). Die letztgenannten beiden Organe liegen in dem hinteren Abschnitt der Leibeshöhle, welcher von einem vorderen Abschnitt durch ein Septum unvollkommen geschieden wird.

Bei den Octopoden tritt die Leibeshöhle bedeutend zurück und wird nur durch ein System enger Kanäle repräsentirt, welches früher als Wassergefässsystem angesprochen wurde. Entsprechend dieser geringen Entwicklung finden sich Herz, Kiemenherz und Magen nicht mehr vom Cölom umgeben. (Grobben).

Bei dem besonders primitiven Verhalten des Cöloms der Cephalopoden sollte man auch ein deutliches Hervortreten der Cölomsäcke in der Entwicklung erwarten. Doch scheinen in dieser Beziehung die oben besprochenen Verhältnisse der Mesodermbildung von ungünstigem Einfluss zu sein. Allerdings ist von einer Spaltung des Mesoderms in ein somatisches und splanchnisches Blatt gesprochen worden (Ussow), doch ist diese Spaltung in den Ergebnissen anderer Untersucher nicht zu erkennen und führt jedenfalls nicht zur Bildung von Cölom- oder Pericardialsäcken, wie wir sie bei den Gastropoden kennen lernten und bei dem im fertigen Zustand wohl ausgebildeten

Cölom der Cephalopoden jedenfalls erwarten dürften. Uebrigens spricht Verschiedenes dafür, dass ähnliche Bildungen sich auch für die Cephalopoden herausstellen werden, wie hier nur nebenbei erwähnt sein soll.

Die Nieren zeigen bei den Cephalopoden dasselbe ursprüngliche Verhalten, wie bei anderen Mollusken, indem sie sich in das Cölom öffnen. Sie werden bei den Octopoden durch zwei symmetrisch gelegene Säcke repräsentirt, welche sich bei den Decapoden zu einem gemeinsamen Sack vereinigen. Die Nierensäcke münden durch die Ureteren beiderseits vom After nach aussen.

Eine Vergleichung der Cephalopodenniere mit den Nephridien der segmentirten Formen schien deshalb ganz besonders nahe zu liegen, weil bei Nautilus zwei Paare von Nierensäcken vorhanden sind, von denen jedes mit besonderer Oeffnung nach aussen mündet. Einem dieser Paare fehlen aber die Oeffnungen in das Cölom; somit erscheint ihre Bedeutung als echte Nephridien fraglich, und man muss vielmehr daran denken, dass sie sich nur von dem (ursprünglich allein vorhandenen) hinteren Nierenpaar aus gebildet haben. Diesen Vorgang hat man mit der Neubildung einer Kieme in Verbindung gebracht, wobei vorausgesetzt wurde, dass die Tetrabranchiaten (Nautiliden) von Zweikiemern herstammen (v. Jhering No. 19). Obwohl Nautilus zweifellos eine sehr alte primitive Form ist, so geht doch aus gewissen Merkmalen, wie z. B. der Rückbildung eines Geschlechtsausführungsganges hervor, dass diese Form bereits in bestimmter Richtung specialisirt ist, also zu dem ursprünglich einen Kiemenpaar ein zweites erworben haben könnte. Aehnliches würde dann für die Nieren gelten. Von den Kiemen wissen wir, dass sie gewöhnlich nur in einem Paar als typisch für die Mollusken gelten, also möchte auch für die Cephalopoden das Vorhandensein nur eines Kiemenpaares als das ursprünglichere Verhalten anzusehen sein Ebenso verhalten sich die Nieren.

Ueber die Entwicklung der Nieren ist bisher noch zu wenig Sicheres bekannt, als dass dieselbe wesentlich zur Aufklärung dieser Verhältnisse beitragen könnte. Durch Bobretzky wurde gezeigt, dass sich die Nieren bei Loligo als zwei an der posterodorsalen Fläche direct unter der Körperdecke gelagerte, von einander getrennte Säcke im Mesoderm anlegen und sich erst später vereinigen, sowie die nahe Beziehung zu den Venen annehmen, welche sie beim ausgebildeten Thier besitzen. Die innere Wand der Niere faltet sich dann sehr stark und liefert dadurch die als Venenanhänge bekannten traubigen Gebilde (Grobben.)

Auch die **Genitalorgane** sind bezüglich ihrer Entwicklung noch höchst unvollkommen bekannt. Die Geschlechtsdrüsen entstehen als Verdickungen des Pericardialepithels in der Nähe des Herzens (Bobretzky, Schimkewitsch). Diese primitive Beziehung zum Pericardium oder Cölom bewahren die Geschlechtsdrüsen zeitlebens, nur dass später durch eine Peritonealfalte eine (Genital-) Kapsel um sie gebildet wird, deren Höhlung aber bleibend mit der Leibeshöhle communicirt und demnach einen Theil der letzteren darstellt. (Brock, Grobben.) Mit der Kapsel stehen die Leitungswege in Verbindung.

Von den letzteren ist ein Paar vorhanden. Wenn nur ein Ausführungsgang vorkommt, wie bei den meisten Dibranchiaten, so ist dieses Verhalten als eine Rückbildung zu betrachten, wie durch die mit paarigen Eileitern versehenen Octopoden, durch den ebenso ausgestatteten Ommastrephes (einen Decapoden) und durch Nautilus bewiesen wird, welche letztere Form einen ausgebildeten und einen reducirten Eileiter aufweist.

Das geschilderte Verhalten der Geschlechtsausführungsgänge lässt dieselben als Nephridien erscheinen, und es würde somit abermals die Frage

auftauchen, ob die Cephalopoden zwei Paar Nephridien und damit eine, wenn auch nur unvollkommene Segmentirung besitzen. Nach dem, was wir von denjenigen Mollusken kennen lernten, welche im Ganzen ursprünglichere Verhältnisse als die Cephalopoden zeigen, erscheint eine derartige Auffassung keineswegs berechtigt. Diese besitzen keinerlei beweisenden Merkmale einer Segmentirung. Wir müssen daher an eine von Nephridien unabhängige Bildung der Ausführungsgänge oder aber an eine Abspaltung von Nephridien denken, können aber die Leitungswege nicht als selbstständige Nephridien auffassen.

Das Blutgefässsystem. Auch von diesem bei den Cephalopoden so vollkommen ausgebildeten Organsystem können wir leider nur berichten, dass seine Entwicklung noch recht wenig bekannt ist[1]; so begnügen wir uns mit einer kurzen Charakteristik der von seiner Entstehungsweise gegebenen Darstellungen.

Das arterielle Herz entsteht nach Bobretzky aus zwei sackförmigen Gebilden, welche zuerst als Hohlräume in dem massigen Mesoderm neben Darmanlage und Dottersack zum Vorschein kamen. Um sie ordnen sich die Zellen regelmässig an und die beiden so gebildeten Säckchen oder Blasen vereinigen sich sodann zur Bildung des Herzens. Von der Bildung der Vorhöfe wurde schon früher (pag. 1156) gesprochen.

Die Arterien treten als Kanäle im Mesoderm auf, an deren Begrenzung die Zellen eine regelmässige Anordnung gewinnen, und durch welche schon sehr früh in Folge der beginnenden Pulsation des Herzens das Blut getrieben wird. Nachdem die Vereinigung der beiden Säcke zum Herzen erfolgt ist, sollen sich gegen letzteres weiter von vorn her die beiden Pericardialsäcke erstrecken, um nunmehr erst das Herz in ähnlicher Weise wie bei anderen Mollusken in sich einzuschliessen (Schimkewitsch). An jenem Theil der Leibeshöhle, welcher das Herz beherbergt, stossen die Kiemenherzen an, welche ebenfalls vom Peritoneum überzogen werden. Aus letzteren entwickelt sich dort als Wucherung des Epithels die mit dem Kiemenherzen in Verbindung stehende und als Excretionsorgan gedeutete Pericardialdrüse (der sog. Kiemenanhang). Die Kiemenherzen sollen sich an der breiten Basis der Kiemen aus dem Mesoderm differenziren und das ganze venöse System, von dem besonders die Hohlvenen (zumal die vordere) am Embryo auffällig sind, entsteht aus lacunären Räumen im Mesoderm, welche sich theils zu eigentlichen Venen, theils zu unregelmässigen Blutsinusen umwandeln (Bobretzky).

Durch Vermehrung und Auswanderung von Zellen des Dotterepithels im hinteren Körpertheil lässt Schimkewitsh die Blutkörperchen entstehen, nimmt also für dieselben eine ähnliche Bildungsweise an wie für die Blutzellen der Arachniden, welche durch auswandernde Dotterzellen gebildet werden sollen (pag. 615). Wir enthalten uns vorläufig eines Urtheils über diese zum Theil nicht sehr wahrscheinlichen Angaben.

Chromatophoren, Unterhautgewebe, Muskulatur. Die unter dem Ectoderm gelegenen Schichten des Mesoderms bilden sich zu der sogenannten Faserschicht um, während die tieferen Schichten die Bindegewebs- und Muskelfasern der Cutis und jedenfalls auch die Muskeln der äusseren Organe liefern. Auch die Chromatophoren sollen nach ziemlich allgemeiner Auffassung hier ihren Ursprung nehmen, während neuerdings ihre Entstehung etwas anders dargestellt wird.

---

[1]) Bobretzky scheint die Ausbildung des Circulationsapparates genauer studiert zu haben, doch müssen wir uns bezüglich seiner russisch geschriebenen Arbeit leider auf die Deutung der Abbildungen und ein kurzes Referat im Anatom. Jahresbericht (Hofmann und Schwalbe 7. Bd. 1878) beschränken, was auch in Bezug auf die früheren Angaben gilt.

Das Auftreten der Chromatophoren ist bei den einzelnen Formen zeitlich sehr verschieden (vgl. Fig. 660 und 661 pag. 1119). Während sie beispielsweise bei Loligo erst spät zum Vorschein kommen, finden sie sich bei dem von GRENACHER beschriebenen Cephalopoden bereits, wenn die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm noch nicht beendigt und Organe an demselben noch nicht angelegt sind (Fig. 665, pag. 1123). In letzterem Falle scheint also eine sehr frühe Differenzirung der betreffenden Mesodermschichten stattgefunden zu haben.

Die Chromatophoren sollen aus Mesodermzellen entstehen, welche sich von den umgebenden Zellen durch ihre Grösse auszeichnen und in deren Plasma sich bald Pigment einlagert (GIROD No. 13). Sie erhalten später eine dicke Hülle; die in ihrer Umgebung gelegenen Zellen dehnen sich spindelförmig aus und verbinden sich mit der Chromatophorenzelle. So entsteht das bekannte Bild der in radiärer Anordnung mit der Chromatophorenzelle verbundenen (contractilen?) Faserbündel. Der Contractilität der letzteren schrieb man gewöhnlich die Gestaltsveränderungen der Pigmentzelle zu, welche den Farbenwechsel mit sich bringen, sah sie also für Muskelfasern an, während man andererseits der Pigmentzelle die Fähigkeit eigener Contraction zusprach, die Radiärfasern aber nur für bindegewebiger Natur hielt, und von ihnen annahm, dass sie die eigentliche Chromatophore nur in ihrer Lage erhalten (GIROD).

Neuerdings ist übrigens die Entstehung der Chromatophoren anders dargestellt worden (JOUBIN No. 23). Danach sollen sich Ectodermzellen, die sich durch ihre Grösse vor den anderen besonders auszeichnen, durch eine trichterförmige Einsenkung in die Tiefe versenken. In der grossen, am Grunde der Einsenkung liegenden Zelle tritt eine Differenzirung des Protoplasmas, sowie später das Pigment auf. Sie verliert die Verbindung mit dem Ectoderm. Eine Anzahl von Mesodermzellen, die schon früher unter ihr regelmässig angeordnet zu bemerken waren und deren Zahl sich bald noch vermehrt, liefern die radiären Fasern, so dass also die Chromatophoren nach dieser Darstellung durch Zusammenwirken des äusseren und mittleren Keimblattes ihre Entstehung nehmen würden (JOUBIN).

Litteratur.

1. **Adams, A.** *Mollusca. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Samarang. London. 1848.*
2. **Appellöf, A.** *On skalets bildning hos Sepia officinalis. Öfversigt kongl. Vetenskaps. Akademiens Förlandlingar Stockholm No. 7. 1887.*
3. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'embryogénie des Sépioles. Nouveaux mémoires de l'acad. roy. des sc. et belles lettres de Bruxelles. T. 14. 1841.*
4. **Bobretzky, N.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden (russisch) Nachrichten v. d. k. Gesellsch. der Freunde der Naturw., Anthrop. u. Ethnogr. zu Moskau. T. 24. 1877.*
5. **Brock, J.** *Ueber die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 32. Bd. 1879.*
6. **Brock, J.** *Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. 6. Bd. 1880.*
7. **Brooks, W. K.** *The development of the Squid (Loligo pealii) Anniversary Memoirs of the Boston Society of nat. hist. publ. in celebration of the 50th. Anniversary of the society's foundation 1830. Boston 1880.*
8. **Bruce, A. T.** *Segmentation of the egg and formation of the germlayers of the Squid (Loligo pealii). Johns Hopkins University Circulars. Vol. 6, No. 54. 1886.*

9. **Chiaje, St. delle.** *Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1823—1829. Vol. IV (2. Auflage. Vol. I Napoli 1841 bis 44).* [*Citate aus Poli u. Mad. Power, sowie Genaueres über die Schalenbildung von Argonauta bei Adams (No. 1), Ferrusac et d'Orbigny und P. Fischer: Manuel de Conchyliologie. Paris. 1887.*]

10. **Dietl, M. J.** *Unters. über die Organisation des Gehirns wirbelloser Thiere etc. Sitz.-Ber. k. Akad. Wien. 77. Bd. 1878.*

11. **Fol, H.** *Note sur le développement des Mollusques Ptéropods et Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén T. III. 1874.*

12. **Girod, P.** *Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Arch. de Zool. exp. gén. T. 10. 1882.*

13. **Girod, P.** *Recherches sur la peau des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gen. 2 sér Vol. 1. 1883.*

14. **Grenacher, H.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

15. **Grobben, C.** *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*

16. **Grobben, C.** *Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden, ebenda 7. Bd. 1886.*

17. **Jaekel, O.** *Ein Acanthoteuthis aus dem unteren Lias von Lyme Regis in England. Sitzungsber. Gesellsch. Naturforsch. Freunde. Berlin Mai 1890.*

18. **Jatta, G.** *La innervazione delle braccie dei Cefalopodi. Boll. della Soc. di Naturalisti in Napoli. Vol. 3. 1889.*

19. **Jhering, H. von.** *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

20. **Joubin, L.** *Sur la structure et le développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. vol. III. 1885.*

21. **Joubin, L.** *La ponte de l'Élédone et de la Sèche. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. VI. 1888.*

22. **Joubin, L.** *Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires des Céphalopodes. Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. V. Suppl. 1887—90.*

23. **Joubin, M. L.** *Sur le développement des chromatophores chez les Céphalopodes Compt. rend. Ac. Paris. T. 112. 1891.*

24. **Kölliker, A.** *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich. 1844.*

25. **Korschelt, E.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden I. Die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems in Beziehung zur Keimblätterfrage. Festschrift 70. Geburtstage Leuckarts. Leipzig 1892. Auszug in Verhandl. 2. Vers. D. Zool. Gesellsch. (Berlin). 1892.*

26. **Korschelt, E.** *Ueber den Laich und die Embryonen von Eledone. Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde. Berlin, Febr. 1893.*

27. **Lankester, E. Ray.** *Summary of zoological observations made at Naples in the winter of 1871—72. Ann. Magaz. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 11. 1873.*

28. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Pond-Snail (Lymnaeus stagnalis) and on the early stages of other Mollusca. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 14. 1874.*

29. **Lankester, E. Ray.** *Observations on the development of the Cephalopoda. Ebenda. Vol. 15. 1875.*

30. **Lankester, E. Ray.** *Artikel „Mollusca“ in der Encyclopaedia Brittanica 9th edition. 1883.*

31. **Leuckart, R.** *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig. 1848.*

32. **Metschnikoff, E.** *Le développement des Sépioles. Auszug aus der russischen Arbeit durch E. Claparède in Bibl. univ. et Revue Suisse. Arch. des sc. pys. et nat. Nouv. Période. T. 30. Genève. 1867.*

33. **Owen, R.** *Memoir on the Pearly Nautilus. London. 1832.*

34. **Owen, R.** *Spirula Peronii. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Samarang. edited by A. Adams. Mollusca. London. 1848.*

35. **Owen, R.** *On the external and structural Characters of the male of Spirula australis. Proc. Zool. Soc. London 1880.*

36. **Owsjannikow und Kowalevsky, A.** *Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'acad. de St-Pétersbourg. 7e Sér. T. 11. 1867.*

37. **Pelseneer, P.** *Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Arch. de Biologie. T. 8. 1888.*

38. **Pelseneer, P.** *Sur la nature pédieuse des bras des Céphalopodes. Ann. Soc. Roy. Malacolog. de Belgique. T. XXIV. 1889.*

39. **Riefstahl, E.** *Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Palaeontographica. 32. Bd. 1886.*

40. **Schimkewitsch, W.** *Note sur le développement des Céphalopodes. Zool. Anz. 9. Bd. 1886.*

41. **Steenstrup, J.** *De Ommatostrephagtige Blaekspruthers indbyrdes Forhold. Anmerkung 4. Om Ommatostrephernes Aeglaegning og Udvikling. Oversigt over d. k. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1880.*

42. **Steenstrup, J.** *Zur Orientirung über die embryonale Entwicklung verschiedener Cephalopoden-Typen. Biol. Centralbl. 2. Bd. 1884—85.*

43. **Steinmann, G. u. Döderlein, L.** *Elemente der Paläontologie. Leipzig. 1890.*

44. **Ussow, M.** *Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Die Kopffüssler. Arch. f. Naturg. 40. Jahrg. 1874.*

45. **Ussow, M.** *Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden. (Russisch mit deutschem Auszug von Stieda.) Nachr. v. d. k. Gesellsch. der Fr. der Naturw., Anthr. u. Ethn. zu Moskau. 1879.*

46. **Ussow, M.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biol. T. 2. 1881.*

47. **Vialleton, L.** *Sur la fécondation chez les Céphalopodes. Comptes rend. T. 101. 1885.*

48. **Vialleton, L.** *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia officinalis). Ann. d. sc. nat. 7e sér. Zool. T. 6. 1888.*

49. **Watase, S.** *Observations on the development of Cephalopods: Homology of the germ layers. Stud. from the Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 6. 1888.*

50. **Watase, S.** *Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum. Journal of Morphology. Vol. IV. 1891.*

51. **Zernoff, D.** *Ueber das Geruchsorgan der Cephalopoden. Bull. de la Soc. imp. d. Naturalistes de Moscou. T. 42. 1869.*

52. **Zittel, K.** *Handbuch der Paläontologie. 1. Bd. Cephalopoda. München u. Leipzig. 1884.*

XXX. Capitel.

ALLGEMEINES ÜBER DIE MOLLUSKEN.[1])

Wenn wir es versuchen, die in den vorhergehenden Capiteln betrachteten Entwicklungserscheinungen in den einzelnen Abtheilungen der Mollusken hier nach Möglichkeit zu einem Gesammtbild zu vereinigen, so können wir naturgemäss nicht aller der vielfach recht differenten Entwicklungsvorgänge gedenken, sondern greifen nur diejenigen heraus, welche von allgemeinerer Bedeutung sind.

Schon **die Furchung der Eier** weist grosse Differenzen auf. Unter den Mollusken finden wir zwar den meroblastischen Typus der Eier in seiner vollkommensten Ausbildung (Cephalopoden), aber das gewöhnliche Verhalten der Molluskeneier besteht vielmehr in einer totalen, anfangs äqualen, doch sehr bald inäqualen (Chiton, Gastropoden) oder von Anfang an inäqualen Furchung (Dondersia, Lamellibranchiaten, Dentalium). Die Ursache der Differenzen ist in dem verschiedenen Dottergehalt der Eier zu suchen, und auch unter den total sich furchenden Eiern gibt es solche, die durch eine nachträglich eintretende Absonderung der Dottermasse von den Blastomeren zu dem meroblastischen Furchungsmodus hinführen (Nassa). Letzterer ist also durch die ausserordentlich reiche Anhäufung von Dotter im Ei zu erklären, und dieselbe bedingt überdies eine so bedeutende Modification der frühen Entwicklungserscheinungen bei den Cephalopoden, dass wir diese zunächst fast gänzlich aus dem Kreise dieser vergleichenden Betrachtungen ausschliessen müssen. Innerhalb der einzelnen Abtheilungen der Mollusken zeigen die Furchungserscheinungen eine grosse Uebereinstimmung und Regelmässigkeit.

Die Bildung der primären Keimblätter erfolgt durch Invagination einer Blastula mit mehr oder weniger weiten Furchungshöhle, oder bei dem Mangel der letzteren und grösserem Dotterreichthum des Eies durch Epibolie. Beide Vorgänge finden sich bei nahe verwandten Formen, oder es zeigt sich die Gestalt einer Invaginationsgastrula als Folgestadium der epibolischen Gastrula, wie es z. B. bei Ostrea und verschiedenen Gastropoden der Fall ist, bei denen erst später eine Furchungshöhle auftritt und ein Hineindrängen der sich weiter vermehrenden Makromeren gegen diese stattfindet. Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Formen der Keimblätterbildung ist also keineswegs vorhanden. Auch die Keimblätterbildung der Cephalopoden lässt sich auf die

[1]) Vgl. pag. 909 die Anmerkung.

gleichen Vorgänge zurückführen, obwohl hierauf ebenfalls der grosse Dottergehalt der Eier von bedeutendem Einfluss gewesen ist.

Das mittlere Keimblatt entsteht bei denjenigen Formen, bei denen es genauer untersucht wurde, in sehr übereinstimmender Weise. Es stammt von zwei Urmesodermzellen her, welche sich von dem primären Entoderm ableiten. Bei den Gastropoden, bei welchen man diese Verhältnisse besonders eingehend untersucht hat, ergab sich auch die Bildung der Urmesodermzellen von den Makromeren als eine sehr regelmässige. Die grossen Stammzellen des Mesoderms sind für alle Abtheilungen, die Amphineuren, Lamellibranchiaten, Solenoconchen und Gastropoden, nachgewiesen worden. Bei den Cephalopoden hingegen hat auch die Entstehung des Mesoderms in Folge der oben berührten Verhältnisse eine erhebliche Modification erfahren.

Durch Vermehrung der Urmesodermzellen entstehen die beiden Mesodermstreifen. Es ist verschiedentlich angegeben worden, das mesodermale Gewebe rühre nicht nur von der Vermehrung der Urmesodermzellen her, sondern würde noch späterhin zum Theil vom Ectoderm geliefert, ähnlich wie dies auch für die Anneliden beschrieben wurde. Bisher hat die erstere Annahme, d. h. die Abstammung des Mesoderms von den beiden Stammzellen, die grössere Wahrscheinlichkeit für sich, doch lässt sich die andere Auffassung nicht ohne Weiteres von der Hand weisen und verdient jedenfalls eine genauere Feststellung.

Für die Mollusken ist sehr charakteristisch, dass die Mesodermstreifen nur kurze Zeit erhalten bleiben. Sie verfallen schon bald der Auflösung, indem einzelne Zellen sich von ihnen abtrennen und in der Furchungshöhle als sog. Mesenchym vertheilen. Ehe dies aber geschieht, bezw. während dieses Vorgangs, tritt in jedem der beiden Mesodermstreifen eine Höhle auf, die von einer mehr oder weniger regelmässigen epithelialen Wand begrenzt ist und sich somit als **Cölom** zu erkennen gibt. Der Vorgang ist derselbe, den wir bei den Anneliden (pag. 192) und Arthropoden (pag. 893) kennen lernten. Dort führt er zur Bildung je einer dem Ectoderm und Entoderm anliegenden Schicht (Fig. 133 pag. 192, Fig. 387 und 388 pag. 614, Fig. 442 pag. 709 und Fig. 511 pag. 838), des somatischen und splanchnischen Blattes. Es scheint, als ob dasselbe bei den auch in anderer Beziehung sehr ursprünglichen Chitonen noch der Fall wäre (Fig. 544 *A* und *B*, pag. 915); abgesehen wird dabei natürlich von der Segmentirung des Mesoderms (Bildung der Ursegmente), welche jenen Formen mit gegliedertem Körperbau eigen ist.

Die Amphineuren zeigen auch im ausgebildeten Zustand die secundäre Leibeshöhle in guter Erhaltung. Sie ist noch recht umfangreich und schliesst die hauptsächlichsten inneren Organe, wie den Darmkanal, die Leber und das Herz, in sich. Bei den höher stehenden Mollusken (Lamellibranchiaten und Gastropoden) tritt das Cölom gegenüber der primären Leibeshöhle weit mehr und sogar ganz bedeutend zurück. Die primäre Leibeshöhle mit dem in ihr vertheilten Mesenchymgewebe ist ausserordentlich umfangreich und wird zur **definitiven Leibeshöhle**, ganz ähnlich wie wir dies von den Arthropoden kennen lernten (pag. 901). Hatte man doch die Mollusken mit Vorliebe als Typus der Schizocölier, d. h. als der eines echten Cöloms entbehrenden Formen hingestellt. Aber ein solches echtes Cölom bleibt doch bei ihnen erhalten, wenn auch in verhältnissmässig geringer Ausdehnung.

Während bei den Arthropoden die Cölomsäcke (Ursegmente) zumeist einer völligen Auflösung verfallen und höchstens zum geringen

Theil in den Geschlechtsdrüsen persistiren (Peripatus, Myriopoden), bleibt das Cölom der Mollusken regelmässig in Form der Pericardien, bezw. des Pericardiums, erhalten, von welchem aus in völliger Uebereinstimmung mit den ursprünglichen Verhältnissen der Anneliden die Nephridien und Genitaldrüsen gebildet werden (Gastropoden). Wo die Ontogenie den Zusammenhang zwischen Niere, Genitalorganen und Pericardium wegen mangelnder Untersuchung noch nicht gezeigt hat oder in Folge secundär abgeänderter Verhältnisse der zur Untersuchung gelangten Formen nicht mehr zeigen kann, beweist das anatomische Verhalten der betreffenden Organsysteme klar und deutlich diese Verbindung. Bei verschiedenen Mollusken steht die Höhlung der Genitalorgane in directer Verbindung mit der Pericardialhöhle (Amphineuren, Cephalopoden), und in diese öffnen sich die Nieren mit einem offenen Trichter ganz so, wie die Nephridien der Anneliden mit der secundären Leibeshöhle (dem Cölom) in offener Verbindung stehen (Amphineuren, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cephalopoden). Die Bedeutung des Pericardiums der Mollusken als secundäre Leibeshöhle kann nach alledem nicht zweifelhaft sein, und die Uebereinstimmung mit den betreffenden Verhältnissen bei den Anneliden ist, abgesehen von der mangelnden Segmentirung, eine sehr grosse.

Das Verhalten des Mesoderms und der ihm zugehörenden Bildungen ist, wie man sieht, von grösster Bedeutung für die Auffassung der Mollusken. Seine Betrachtung wurde daher an diejenige der frühen Entwicklungsvorgänge angeschlossen. Kaum minder wichtig ist jedoch die Larvenform, da sie uns ebenfalls einen Ausblick über Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken nach verschiedenen Seiten hin eröffnet.

Wenn uns auch die Larven der einzelnen Abtheilungen, z. B. der Amphineuren, Solenoconchen, Lamellibranchier, sowie etwa der Heteropoden und Opisthobranchier in recht verschiedener Erscheinung entgegen treten, so lassen sich doch alle diese Larvenformen mit grosser Leichtigkeit auf die Trochophora zurückführen, wie wir sie in typischer Weise von den Anneliden kennen lernten. Bei einigen, so z. B. den Larven von Dondersia und Dentalium (Fig. 550 pag. 923 und 578 pag. 984), sowie denen einiger Gastropoden (etwa den gymnosomen Pteropoden, Fig. 617 pag. 1045) scheint dies vielleicht weniger evident, während bei den Larven anderer Gastropoden, z. B. Patella, Paludina und der meisten Lamellibranchier die Uebereinstimmung eine geradezu frappante ist (Fig. 591 bis 593 pag. 1007, Fig. 596 pag. 1015, Fig. 554 pag. 929 und Fig. 558 pag. 937). Aber auch bei den Larven von geringerer Aehnlichkeit (Fig. 606 und 607 pag. 1030, Fig. 612 pag. 1036, Fig. 615 pag. 1042) gelingt die Zurückführung leicht durch Vergleichung mit anderen Formen oder durch die Betrachtung jüngerer Stadien (Fig. 604 und 605 pag. 1029 und pag. 1035, sowie pag. 1040). In der stark modificirten Entwicklung der Cephalopoden liessen sich Spuren der Larvenformen bisher nicht mit Sicherheit nachweisen.

Die Entwicklung der Molluskentrochophora ist eine ganz ähnliche wie diejenige der Annelidenlarve. Sie entsteht aus dem Gastrulastadium, indem sich im vorderen Umkreis desselben mehrere Reihen von Zellen mit stärkeren Wimpern bedecken und dadurch den präoralen Wimperkranz, das Velum der Molluskenlarve, liefern. Der zuerst am Hinterende gelegene Blastoporus wird meist spaltförmig,

schliesst sich wahrscheinlich nach vorn und geht gewöhnlich an seinem Vorderende unter Vermittelung einer dort auftretenden Ectodermeinsenkung (des Stomodaeums) in den Mund über. Ein hinter dem Munde auftretender postoraler Wimperkranz macht die Uebereinstimmung der jetzt auch äusserlich entsprechend gestalteten, d. h. vorn stark verbreiterten, nach hinten zu verschmälerten Larve mit der typischen Trochophora noch auffälliger.

Am hinteren Körperende, also jedenfalls an der Stelle, wo anfangs der Blastoporus lag und von wo aus sein Schluss begann, entsteht jetzt der After. Es scheint demnach, als ob auch der After zum Blastoporus Beziehungen habe, umsomehr, als man dies für einige Mollusken, z. B. die Opisthobranchier, direct festzustellen versuchte, und für eine andere Schnecke, Paludina, sogar einen ganz directen Uebergang des Urmunds in den After annahm. Es liegen somit bei den Mollusken ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei den Anneliden und Arthropoden, bei denen sich ebenfalls Beziehungen des Mundes und Afters zum Blastoporus feststellen liessen.

Wie der Vorderdarm pflegt gewöhnlich auch der Enddarm durch eine Ectodermeinstülpung gebildet zu werden; bei den Mollusken jedoch scheint dies nur selten vorzukommen, vielmehr verschmilzt gewöhnlich der entodermale Mitteldarm direct mit dem Ectoderm ohne eine Einsenkung des letzteren. Man hat auf dieses Verhalten als ein wichtiges Merkmal der Molluskenorganisation viel Gewicht gelegt, wenn aber wirklich bei einigen Mollusken (Chiton, Teredo u. a. [pag. 921, 961 und 1075]) ein ectodermaler Enddarm vorkommt, wie dies beschrieben wurde, so könnte das gewöhnliche Fehlen des Proctodaeums nicht als unterscheidendes Merkmal angesehen werden.

Gegenüber dem Körperende also am Scheitelpol der Larve und inmitten des Velarfeldes derselben wird eine Ectodermverdickung als Scheitelplatte beschrieben, wie sie an gleicher Stelle auch bei vielen anderen pelagischen Larven aufgefunden wird. Bei den Anneliden leitet man auf sie den Ursprung des oberen Schlundganglions zurück, und auch bei den Mollusken soll das Cerebralganglion von ihr aus entstehen (Chitonen, Lamellibranchiaten) oder zeigt doch Beziehungen zu ihr (Dentalium). Bei den Gastropoden allerdings nehmen die Cerebralganglien in Form zweier Ectodermverdickungen des präoralen Theiles ihren Ursprung, aber auch deren Lage weicht nicht viel von derjenigen der Scheitelplatte, so dass sich wohl auch hier noch Beziehungen zu ihr ergeben dürften.

Ein für die Vergleichung der Molluskentrochophora mit anderen Larvenformen besonders wichtiges Organ ist die Urniere. Sie entsteht aus den von den Mesodermstreifen abstammenden Zellen in ähnlicher Weise wie bei den Anneliden als ein schlauchförmiges (paariges) Gebilde. Auch ihre Beziehungen zur primären Leibeshöhle dürften ähnliche sein, wie wir sie bei den Anneliden kennen gelernt haben und wie sie in ähnlicher Weise für die definitiven Excretionsorgane der Plathelminthen gelten.

Nach alledem ist die Uebereinstimmung der Molluskenlarve mit der Trochophora anderer Thierstämme, speciell der Anneliden, nicht nur bezüglich ihrer äusseren Gestaltung, sondern auch im Hinblick auf ihren inneren Bau eine äusserst frappante. Man hat diese Uebereinstimmung darauf zurückführen wollen, dass die Larven der betreffenden Thierstämme in Folge einer sehr gleichartigen pelagischen Lebensweise allmäh-

lich die gleiche Organisation annahmen. Wir vermögen diese Auffassung nicht zu theilen, sondern können die ausserordentlich grosse äussere und innere Uebereinstimmung nur durch eine wirkliche Verwandtschaft derjenigen Thierstämme erklären, welche die Trochophora als Larvenform besitzen.

Bei einer derartigen Auffassung kann es nicht fraglich sein, welche Bedeutung der Trochophora zuzuschreiben ist. Ihre Wiederkehr in der Entwicklung so verschiedenartiger Stämme, wie der Anneliden, Mollusken und Molluskoiden, weist auf eine ähnlich gebaute Stammform hin. Damit gelangen wir zu der schwierigen und oft discutirten Frage nach der Herkunft der Mollusken[1]).

Von den über **die Abstammung der Mollusken** aufgestellten Theorien scheinen uns zwei eine grössere Bedeutung zu beanspruchen, nämlich diejenige, welche die Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen herleitet, und die andere, welche die Stammform in Trochophora-ähnlichen Wesen sucht.

Die Ableitung der Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen hat viel für sich, besonders dass sie die schwierig zu erklärenden Verhältnisse des Nervensystems einigermassen verständlich macht. Die Pedalstränge würden dann den ventralen Längsnerven der Turbellarien, die Pleurovisceralstränge dagegen den Seitennerven entsprechen. Die Uebereinstimmung tritt besonders bei dem sehr gleichmässig gestalteten, aus vier Längssträngen mit verbindenden Commissuren bestehenden Nervensystem der Amphineuren hervor. Ein ähnliches strickleiterförmiges Nervensystem mit je zwei ventralen und zwei seitlichen Strängen kommt auch bei den Turbellarien (Tricladen speciell Gunda) vor. Der After, der den Turbellarien fehlt, wurde später erworben, ebenso das Blutgefässsystem. Das Cölom lässt sich durch Ausweitung der Genitaldrüsen erklären, da die Geschlechtsproducte, wie gezeigt wurde, von seiner epithelialen Wand aus ihre Entstehung nehmen. Die Schale, ein wichtiger Bestandtheil des Molluskenorganismus, entstand zum Schutz des Körpers in Form einer cuticularen Ausscheidung der Rückenfläche mit Einlagerung von Kalkconcrementen. Der Fuss, der einen ebenso wesentlichen Theil des Organismus ausmacht, ging aus einer söhlichen, muskulösen Umwandlung der zum Kriechen verwendeten Bauchfläche hervor, oder er stellt eine Modification des Bauchsaugnapfes dar, wie man dies ebenfalls vermuthet hat[2]).

Alles dies kann im Ganzen als wahrscheinlich bezeichnet werden,

---

[1]) Ueber die Abstammung und Verwandtschaftsverhältnisse der Mollusken ist sehr viel geschrieben worden. Wir verzichten von vorn herein auf eine Discussion der verschiedenen, einander theilweise scharf gegenüberstehenden Auffassungen, da dieselbe unsere Ausführungen nur weit umfangreicher aber nicht klarer machen würde. Einige derselben, wie die von Ray Lankester und besonders von Hatschek energisch vertretene Trochophoratheorie oder Lang's Auffassung von der Herleitung der Mollusken von Turbellarien-ähnlichen Formen müssen in Obigem so wie so näher besprochen werden. Die Zusammenstellung der hauptsächlichsten hier in Frage kommenden Schriften findet sich am Ende des Capitels. A. Lang's erwähnte Auffassung wird von ihm neuerdings im 3. Heft seines Lehrbuchs der Vergl. Anatomie vertreten, welches uns beim Abschluss des vorliegenden Heftes zugeht.

[2]) So wie wir dies von Lang angaben, führt auch Thiele die Mollusken auf Turbellarien-ähnliche Formen zurück und sieht in dem Bauchsaugnapf der Polycladen das Organ, aus welchem zweifellos der Molluskenfuss entstanden sei (No. 20). Die Umwandlung zu dem letzteren und die Beziehung zum übrigen Körper findet dort eine eingehende Behandlung. Es sei bei dieser Gelegenheit weiter erwähnt, dass Thiele den Ctenophoren eine ausserordentlich wichtige Rolle nicht nur für die Entstehung der Mollusken, sondern der Bilaterien überhaupt zuschreibt.

hat aber doch den Uebelstand an sich, von bereits recht hoch differenzirten Formen auszugehen und, was uns vor Allem wichtig scheint, keine genügende Erklärung der frappanten Uebereinstimmung der Larven der Mollusken und Anneliden zu geben. Letzteres wird ermöglicht, wenn man weiter zurückgeht, und zwar bis zu einer Form, von welcher man sowohl die Trochophora selbst, wie auch die Vorfahren der Turbellarien ableiten kann. Von dem sehr richtigen Bestreben ausgehend, sich bei derartigen Speculationen an wirklich existirende Formen anzulehnen, suchte man die Vorfahren der Trochophora sowohl wie der Plathelminthen in den Ctenophoren, aber nur unter Anwendung eines starken Zwanges gelang es, aus ihnen die gewünschten Ahnenformen zu construiren. Es ist richtig, dass die Ctenophoren durch ihre Locomotion mittelst Wimperbewegung, durch den Besitz des Scheitelorgans, sowie die Verhältnisse ihres Entoderms und Mesoderms in Beziehung zu den Turbellarien und vielleicht sogar zur Trochophora gebracht werden können, aber noch sicherer scheint uns, dass wir auch in ihnen Formen vor uns haben, die schon stark in einer bestimmten Richtung differenzirt sind und sich deshalb zur Ableitung der hier nöthigen Ausgangsform nicht mehr eignen. Anstatt vorhandene Formen umzugestalten, scheint es uns einfacher und mindestens ebenso berechtigt, auf eine ursprünglichere Organisation zurückzugehen, welche uns die gegebenen Verhältnisse besser erklärt.

Bei Betrachtung der Annelidenentwicklung gingen wir von einer allseitig bewimperten, Gastrula-ähnlichen Form aus, an der später ein Wimperschopf am Scheitelpol zur Ausbildung kommt und auch eine besondere Vertheilung der zur Bewegung dienenden Wimpern in Form eines den Körper umziehenden Ringes (des späteren präoralen Wimperkranzes oder Velums) erreicht wird. Der ursprüngliche, am Hinterende gelegene Mund rückt mit der Ausbildung des in beschränktem Bezirk localisirten Wimperapparates mehr nach vorn, gegen den Bewegungsapparat hin, der jedenfalls zugleich der Nahrungszufuhr zum Munde dient, wie wir dies noch jetzt von der adoralen Wimperzone und dem postoralen Kranze der Trochophora sehen. In der primären Leibeshöhle dieser Form finden sich schon Mesodermelemente; in ihr liegen die wohl sammt dem Mesoderm vom Entoderm herrührenden Gonaden, welche entweder noch mit der Gastralhöhle in Verbindung stehen oder aber bereits durch besondere Ausführungsgänge (Nephridien?) nach aussen münden[1]). Ein besonders wichtiges Organ dieser hypothetischen Form, welches ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt, ist das Excretionsorgan. Sein Ursprung ist am schwierigsten zu erklären. Da wir die Excretionsorgane vom Mesoderm aus entstehen sehen und dieses letztere vom Entoderm herzuleiten geneigt sind, so möchten wir das primitive Excretionsorgan am ehesten für ein Divertikel des Entoderms halten, welches secundär mit dem Ectoderm in Verbindung tritt. Später verliert es den Zusammenhang mit dem Entoderm und wird somit zu dem Gebilde, welches wir als Urniere (Protonephridium) kennen.

Von einer derartig organisirten Form lassen sich auch die Plathelminthen herleiten. Ihr Excretionssystem bleibt auf der Stufe des Protonephridiums stehen, nur erfährt es eine weitere Verzweigung und Ausbreitung im Körper. Ihre Larvenform entspricht etwa dem Zustand, den wir beschrieben, besitzt jedoch keine Urnieren. Die Pilidien

---

[1]) Vgl. hierzu pag. 1173.

der Nemertinen zeigen bereits eine gewisse Aehnlichkeit mit der Trochophora, und es wurde bereits früher darauf hingewiesen, dass es von ihnen Uebergangsformen zu der Müller'schen Larve der Turbellarien gibt (pag. 109). Das Pilidium ist bereits wie die Trochophora durch den Besitz einer Scheitelplatte ausgezeichnet.

Durch stärkere Concentration des Wimperapparates und den Erwerb des Afters erhebt sich jene Ausgangsform auf die höhere Stufe der Trochophora. Sie wird nunmehr zum Ausgangspunkt für die Rotatorien, Anneliden, Mollusken und Molluskoiden. Ueber ihre Beziehung zu den Rotatorien und den Anneliden, bezw. über das Aufsteigen zu den letzteren, haben wir schon früher gesprochen (pag. 227). Es handelt sich dabei vor Allem um das Auftreten der Segmentirung und die Entstehung des Cöloms, welches letztere vielleicht durch Erweiterung der Gonaden der Urform zu erklären ist. Wie schon erwähnt, nehmen die Geschlechtsproducte aus der epithelialen Wand des Cöloms ihren Ursprung, welches Verhalten auf eine derartige Entstehung des Cöloms hindeutet. Die Mollusken zeigen im Ganzen ähnliche Verhältnisse, aber ein eingreifender Unterschied liegt in dem Mangel der Segmentirung, worin sie also der unsegmentirten Urform ähnlicher bleiben.

Wir nehmen somit an, dass die Molluskenlarve (Trochophora) der Urform noch sehr nahe steht; doch weist sie schon einige bisher nicht berührte Charaktere auf, welche bereits deutlich eine Differenzirung in bestimmter Richtung anzeigen, und besonders sind es zwei für die ganze Organisation der Mollusken sehr bezeichnende Merkmale, welche wir hier im Auge haben, nämlich **die Schale und der Fuss.** Zumal die erstere macht sich durch das Auftreten der Schalendrüse an der Rückenfläche der Larve bereits ausserordentlich früh bemerkbar und prägt der Larve dadurch den speciellen Charakter der Molluskenlarve auf, ohne aber dadurch zunächst das besprochene Gesammtbild der Larve wesentlich zu beeinflussen (Fig. 554, 555, 558, pag. 933 und 937, Fig. 591 ff. und 596 pag. 1007 und 1015 u. a.). Etwas später, aber ebenfalls schon in sehr früher Zeit, tritt an der Ventralseite der Larve der Fuss auf. Das ausserordentlich frühe Erscheinen dieser Organe, welches in einigen Fällen bereits vor der völligen Ausbildung der Trochophoraform zu constatiren ist, müssen wir als eine Zurückverlegung dieser erst später erworbenen Charaktere in die frühe Zeit der Embryonalentwicklung auffassen. Das wird um so eher gestattet sein, als wir gerade bei solchen Formen die Schalendrüse ausnahmsweise früh auftreten sehen, deren Entwicklung ganz besonders stark specialisirt ist, wie z. B. bei den Unioniden (Fig. 562 ff. pag. 947), sowie auch bei den Cephalopoden (Fig. 656 *A* und 671 *D* pag. 1112 und 1133). Die Zurückverlegung der Schale in möglichst frühe Zeiten der Ontogenie ist dadurch leicht erklärlich, dass sie ein wichtiges Schutzmittel für die Larve bildet, wie man an jeder jungen oder älteren Muschel- und Schneckenlarve beobachten kann, die sich bei der geringsten Beunruhigung blitzschnell in die Schale zurückzieht und dadurch zu Boden sinkt.

Die Larven der Amphineuren entbehren einer Schalendrüse im eigentlichen Sinne, und das dürfte sie den Larven der Anneliden noch ähnlicher machen, wenn erst ihre Organisation genauer bekannt wird. Bisher muss man freilich sagen, dass die Larven der höheren Mollusken denen der Anneliden weit ähnlicher sind als diejenigen gerade dieser ursprünglichen Formen, von denen man eine solche Uebereinstimmung am ehesten erwarten sollte. Uebrigens entstehen die Schalen-

platten der Chitonen an derselben Stelle, wie die typische Schale der höheren Formen (Fig. 545 pag. 916).

Der embryonale Entstehungsmodus der Schale spricht dafür, dass sie phylogenetisch aus einer cuticularen Rückendecke hervorging, in und unter welche sich Kalkconcremente einlagerten. Freilich hat man die Schalenplatten der Chitonen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf deren umgewandelte Stacheln zurückführen wollen (vgl. pag. 918), aber im Ganzen möchte man die aus einer Anzahl Platten bestehende Chitonschale eher in Folge einer secundären (jedenfalls durch die Lebensweise dieser Thiere bedingten) Zertheilung eines ursprünglich continuirlichen Rückenpanzers entstanden denken[1]). Aus dieser flach napfförmigen Rückendecke ergaben sich später alle die höchst verschiedenartig geformten Schalen, welche wir in den einzelnen Abtheilungen der Mollusken kennen.

Die zur Schale gewordene schützende Rückendecke war jedenfalls von grösster Bedeutung für die Weiterentwicklung des Molluskenstammes. Da sie vom Rücken her den Körper bedeckte und einen grossen Theil desselben zu umfassen hatte, damit er möglichst vollständig in sie aufgenommen werden konnte, musste sich nothgedrungen die Ventralfläche zum Bewegungsorgan entwickeln und das geschah bei kriechender Lebensweise der Thiere in der Ausbildung des Fusses, eines nicht minder wichtigen und für sämmtliche Mollusken höchst charakteristischen Organes.

Es wurde schon früher erwähnt, dass man die Entstehung des Molluskenfusses auf den Bauchsaugnapf der Polycladen zurückgeführt habe, doch scheint uns die ausschliessliche Verwendung der Ventralfläche als Kriechsohle bei gleichzeitiger Ausbildung der Rückenschale, die ein festeres Anlegen an die Unterlage bedingt, allein schon zur Erklärung der stärkeren Ausbildung der ventralen Parthie in Form einer muskulösen Sohle genügend. Bei einzelnen Anneliden und Annelidenlarven ist ein ventrales, zwischen Mund und After sich erstreckendes Wimperfeld vorhanden, welches offenbar die Kriechbewegung derselben in wirksamer Weise unterstützt. Eine ähnliche Differenzirung darf man jedenfalls auch bei der Urform annehmen, und sie führte zusammen mit einer Verstärkung der ventralen Muskulatur zur Bildung des Fusses, wenn sich die Urform einer kriechenden Lebensweise anbequemte, was seinerseits wieder mit der Ausbildung der Schale zusammenhing.

Bei den Solenogastren, jenen langgestreckten, offenbar sehr nieder stehenden Mollusken ist der Fuss nur schwach entwickelt und stellt sich als eine bewimperte in der ventralen Längsfurche gelegene Leiste dar. Die Längsrinne erkennt man in der nebenstehenden Fig. 687 *A* und *B*, man möchte sie mit der erwähnten Flimmerung der Ventralfläche bei den Anneliden vergleichen, welche sich bei einigen von ihnen einsenkt und somit zu einer ventralen Flimmerrinne wird. Bei Chaetoderma ist übrigens weder die Bauchfurche noch eine Spur des Fusses vorhanden und es liegt ausserordentlich nahe, diese langgestreckten, wurmförmigen Thiere (Fig. 687 *A*), welche der Schale völlig entbehren, eher den Würmern als den Mollusken zuzurechnen, wie dies übrigens vielfach geschehen ist. Jedenfalls erscheint es von vorn herein sehr ein-

---

[1]) In Anlehnung an die Verhältnisse der Chitonen, wo die Schale von Gewebssträngen durchsetzt ist (Fig. 548 pag. 919), hat man die Schale auch als ein zum Theil inneres Hautskelet aufgefasst und den an ihr inserirenden Retractoren des Körpers eine wichtige Rolle bei der Ausbildung desselben zugeschrieben (Thiele No. 20). Das letztere Moment ist jedenfalls für die verschiedenen Modificationen der (schon vorhandenen) Schale von Bedeutung.

leuchtend, sie für Uebergangsformen von den Würmern zu den Mollusken zu halten, umsomehr als man in der Bildung der Stacheln der Amphineuren eine grosse Aehnlichkeit mit derjenigen der Borsten bei den Anneliden zu finden glaubte.

Wenn es auch keineswegs zweifelhaft sein kann, dass man es in den Amphineuren mit Formen zu thun hat, die im Molluskenstamm eine sehr tiefe Stellung einnehmen, so erscheint doch ihre Bedeutung als Uebergangsformen von zweifelhaftem Werth. Es ist früher davon die Rede gewesen, dass die den Körper der Amphineuren bedeckenden Stacheln (Fig. 687 *B* und Fig. 546—548 pag. 917) in ihrer Bildungsweise auffallend mit der Entstehung der Borsten bei den Chaetopoden übereinstimmen, und, wie erwähnt, hat man daraus auch Beziehungen der Amphineuren zu den Anneliden entnehmen wollen. Wir vermögen

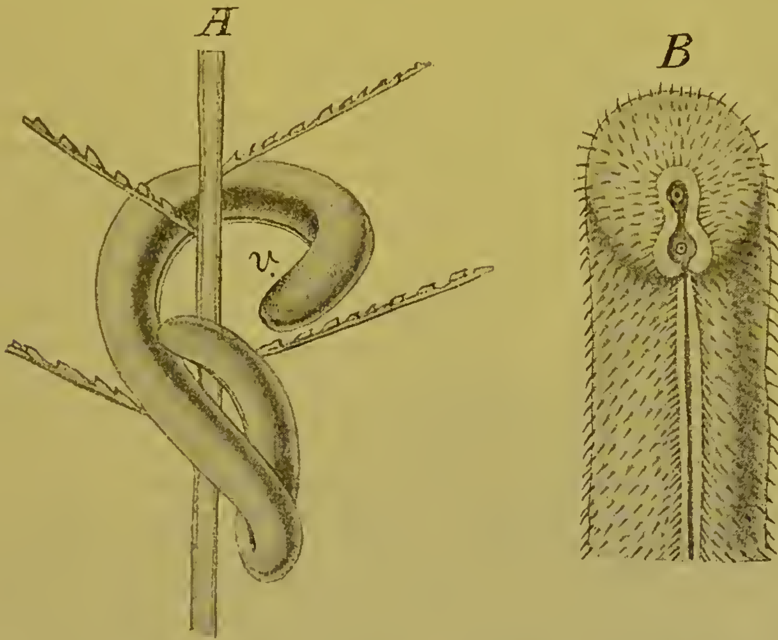


Fig. 687. *A* und *B*. *A* Proneomenia aglaopheniae, um einen Aglaophenienzweig gewunden; *v* bezeichnet das Vorderende. *B* Vorderende desselben Thieres von der Ventralseite gesehen. Man sieht die Mundöffnung, dahinter die Oeffnung der Fussdrüse und die Ventralfurche (nach Kowalevsky und Marion).

auf dieses Verhalten keinen grossen Werth zu legen, da sich diese Stacheln unregelmässig über den Körper vertheilt finden, während die Borsten der Anneliden bekanntlich eine sehr regelmässige segmentale Anordnung zeigen. Kommen doch auch Stachelbildungen sonst bei Formen vor, deren Verwandte solcher Bildungen entbehren. Wir erinnern beispielsweise an die durch v. Graff beschriebene Turbellarie, Enantia spinifera. Natürlich handelt es sich bei diesen rein cuticularen Stacheln um eine blosse Analogie, aber immerhin erscheint uns dieselbe wegen der Entstehung derartiger Bildungen von Interesse.

Bezüglich des Vergleichs der Amphineurenstacheln mit Annelidenborsten ist von Wichtigkeit, dass man die Mollusken von so hoch entwickelten Formen, die bereits Borsten tragen, gewiss nicht ableiten darf. Die ursprünglichen Anneliden aber (Archianneliden) entbehren der Borsten, und selbst diese Formen sind gewiss noch zu weit differenzirt,

um den der Segmentirung ganz ermangelnden Mollusken als Ausgangspunkt zu dienen.

Gewiss ist es höchst verführerisch, die langgestreckten wurmförmigen, mit Cölom und Nephridien versehenen Solenogastren (Fig. 687 *A*) auf die Anneliden zurückzuführen, aber auch sie weisen keinerlei Segmentirung auf. Eine solche, oder doch deutliche Reste davon, müsste man aber verlangen, wenn sie wirklich den Anneliden näher verwandt wären. Wir sind also geneigt, die langgestreckte Form der Solenogastren eher als eine secundäre Erscheinung anzusehen, und dies würde dann auch für das dem betreffenden Vorgang bei den Anneliden so ähnliche Auswachsen der hinteren Parthie der Larve in den definitiven Körper gelten (pag. 924). Vielleicht wird übrigens gerade die Entwicklung der Solenogastren, wenn sie erst genauer bekannt wird, weitere Aufschlüsse über die Auffassung dieser Formen geben. So sollen bei der jungen Dondersia sieben hinter einander liegende Kalkplatten den Rücken bedecken, ähnlich wie dies auch von Chiton bekannt ist. Das betreffende Stadium ähnelt dadurch dem von Chiton, und vielleicht bestätigt dies die Vermuthung, dass wir es in den Amphineuren mit weniger primitiven Formen zu thun haben, als man a priori anzunehmen geneigt ist. Auch der Mangel der Schale würde dann nicht mehr als ursprüngliches Merkmal gelten können. Dasselbe gilt für die schwache Entwicklung oder das Fehlen des Fusses. Immerhin haben wir jetzt noch mit der wichtigen Thatsache der Schalenlosigkeit dieser Form zu rechnen. Die Bedeckung des Körpers mit Stacheln und die sehr primitive innere Organisation kennzeichnen die Solenogastren jedenfalls als sehr ursprüngliche Formen. Wenn es sich hier wirklich nur um einen abgezweigten Ast des Molluskenstammes handelt, so ist derselbe jedenfalls dicht über der Wurzel dem Stamme entsprossen.

Wenn sich keine directen Beziehungen der Solenogastren zu den Anneliden finden lassen, so könnte man solche vielleicht bei den anderen Abtheilungen der Würmer etwa bei den Turbellarien oder Nemertinen suchen. Das Cölom, diesen besonders wichtigen Theil der inneren Organisation, würde man, wie schon früher erwähnt, von einer Erweiterung der Gonaden dieser Formen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit herleiten können. Die Cölomverhältnisse der Mollusken stimmen nun aber in so auffälliger Weise mit denen der Anneliden überein, dass man in die Schwierigkeit gerathen würde, zwei so stark übereinstimmende Bildungen auf getrenntem Wege entstehen zu lassen; man müsste denn beide Abtheilungen (Mollusken und Anneliden) von Turbellarien und ähnlichen Formen ableiten. Damit kommen wir aber auf unsere früher, gelegentlich der Besprechung der Trochophoralarve gemachten Ausführungen über die Stammform der Mollusken zurück, welche uns die Ableitung der letzteren von Turbellarien-ähnlichen Wesen als nicht wahrscheinlich ergaben.

Von einem noch einfacheren Wesen ausgehend, als es in der Organisation der Trochophora repräsentirt ist, gelangten wir zur Gestaltung der letzteren, und betrachteten auch die Erwerbung derjenigen Charaktere, welche den Typus der Mollusken bedingen. Es handelte sich damals besonders um Merkmale der äusseren Organisation, doch wurde von den inneren bereits die vermeintliche Entstehung des Cöloms aus den Gonaden der Urform hervorgehoben, sowie auch das primäre Excretionsorgan, die Urniere. Ein wichtiger Charakter der Mollusken liegt nun weiter in

dem Vorhandensein der (definitiven) Nephridien und ihrer Verbindung mit dem Cölom (Pericardium).

Die Entstehung der definitiven Nephridien denken wir uns ähnlich wie bei den Anneliden, d. h. wir leiten sie vom Protonephridium ab. Wenn auch entwicklungsgeschichtlich darüber nichts Rechtes bekannt ist, so stammen doch die definitiven Nephridien ebenso wie die Urniere vom mittleren Keimblatt ab, welche Thatsache immerhin auf einen gemeinsamen Ursprung deutet, schon deshalb, weil das ursprünglich in der primären Leibeshöhle vertheilte Mesoderm (Mesenchym) und das cölomatische Mesoderm (die früheren Gonaden) jedenfalls gleichen Ursprungs waren, d. h. vom Entoderm her entstanden. Die jetzt bestehende Verbindung der Nephridien mit dem Cölom ist secundärer Natur, da sie in den Urnieren fehlt. Die Nephridien übernahmen die Ausleitung der Geschlechtsproducte, wenn sich nicht etwa für diese besondere Leitungswege herausbildeten.

Wie die Verhältnisse des Cöloms und der Nephridien, bieten auch diejenigen des Circulationssystems der Mollusken grosse Uebereinstimmung mit denen der Anneliden, weshalb man auch dieses bereits der Urform zuschreiben möchte, von denen sich beide Stämme herleiten. Die einfachste Form desselben war jedenfalls die eines am einen Ende offenen contractilen Sackes, der am Rücken des Thieres lag. Das Herz gehörte der primären Leibeshöhle an. Wurden die Cölomsäcke besonders umfangreich, so fand es sich zwischen sie und den Darm, dorsal von letzterem, eingedrängt. Die noch jetzt für viele Formen charakteristische Entstehung des Herzens zwischen dem Entoderm und dem splanchnischen Blatt des Mesoderms, welche bei den Lamellibranchiaten sogar zur Ausbildung des Herzens in der Umgebung des Darmes führt (Fig. 571—573 pag. 972), veranlasste die Zurückführung des Herzens auf einen den Darm umgebenden Blutsinus[1]). Dieser Auffassung folgend, müsste man dann eine Localisation des Blutraums dorsal vom Darm annehmen. In den das primitive Herz darstellenden muskulösen Sack, welcher rhythmische Bewegungen ausführte, gelangte die Blutflüssigkeit, um bei der Contraction wieder hinausgetrieben zu werden. Gefässe waren zunächst nicht vorhanden, sondern die Blutbahnen bestanden aus den Lücken und Spalten im Mesodermgewebe der primären Leibeshöhle, ein Zustand, welcher noch jetzt von den Embryonen der Mollusken durchlaufen wird, bei denen das Herz unabhängig von den Gefässen entsteht (pag. 971 und 1082).

Von den Gefässen dürften zuerst die zuführenden Bahnen entstanden sein, als es zur Ausbildung der Kiemen gekommen war. Diese letzteren entstanden jedenfalls als höchst einfache blatt- oder schlauchförmige Ausstülpungen der Körperwand, wie man sie als primitivste Form der Kieme auch bei Anneliden, Arthropoden, Echinodermen und andern findet. Bald kam es dann zu einer Oberflächenvergrösserung der Kieme, welche zur Ausbildung der für die Mollusken charakteristischen federförmigen (zweireihigen) Kieme, des sogenannten Ctenidiums, führte. Dasselbe war paarig, d. h. an jeder Seite fand sich ein Ctenidium, welches in einer von einer Hautfalte gebildeten Höhle geborgen wurde. Die beiderseits vom Rücken her nach den Seiten vorwachsende Hautfalte ist der

[1]) Ueber die betreffende von Grobben vertretene Auffassung ist bei der Bildung des Herzens der Lamellibranchier (pag. 972) gesprochen worden.

Mantel, welcher gleichzeitig mit der fortschreitenden Ausbildung der Schale und der Kiemen zur Ausbildung gelangte.

Die ursprüngliche Molluskenform denken wir uns nach alledem als ein dorso-ventral etwas abgeplattetes Wesen, dessen Rücken von einer napfförmigen Schale bedeckt ist, und dessen Ventralfläche eine muskulöse, etwas vorragende Kriechsohle darstellt. Unter den Seitentheilen der Schale liegt der Mantel, welcher die Mantelhöhle und in ihr die Kiemen umschliesst. Am präoralen Theil (Kopf) sind möglicher Weise zwei Fühler, entsprechend den Kopffühlern der Archianneliden vorhanden, sowie die Augen. Im Schlunde differenzirt sich als Ausstülpungen desselben die Zungentasche mit der Radula, welche bereits den uns bekannten primitivsten Mollusken (Chitonen, Solenogastren) zukommt. Der After liegt am Hinterende. Zu beiden Seiten münden die Nephridien aus. Sie öffnen sich nach innen in die Cölomsäcke, mit denen die Genitaldrüsen in Verbindung stehen. Die beiden Cölomsäcke nehmen dorsal vom Darm das Herz zwischen sich. Die primäre Leibeshöhle ist von Mesodermgewebe durchsetzt, welches sich zu Bindegewebe und Muskeln differenzirt.

Von der geschilderten einfachen Molluskenform sind die Typen der uns bekannten einzelnen Abtheilungen herzuleiten. Am nächsten stehen ihr die Chitonen, nach denen jene Charakteristik übrigens zum Theil entworfen ist. Die einigermaassen abweichenden Verhältnisse der Amphineuren wurden schon weiter oben (pag. 1172) besprochen. An die Chitonen schliessen sich die primitivsten **Gastropoden** (Diotocardier) an, hat man doch auch die Chitonen lange Zeit den Gastropoden zugezählt.

Der Fuss der Gastropoden zeigt mit den noch zu besprechenden Ausnahmen die ursprüngliche Form der Kriechsohle. Charakteristisch für die meisten Gastropoden ist die prägnante Ausbildung des die Fühler und Augen tragenden Kopfes. Auch die Schale ist zu höherer Entwicklung gelangt. Sie bildet ein constantes Merkmal der Gastropodenorganisation, und wo sie fehlt, hat man es nur mit einer Rückbildung zu thun. Zur eigentlichen Schale kommt der Deckel (das Operculum) hinzu. Dasselbe hat eine ähnliche Lage, wie die Schale selbst, d. h. es liegt an der Rückseite des Fusses, da, wo diese in den Rücken übergeht. Da der After zur Seite gerückt ist, lässt sich die Zugehörigkeit des Deckels schwer feststellen. Man hat an eine Entstehung des Operculums durch Abgliederung von der Schale gedacht. Die von der Schale unabhängige Entstehung und Lage des Operculums bei den Embryonen dürfte weit eher für ein selbstständiges Zustandekommen desselben sprechen.

Die einfache napfförmige Gestalt der Schale, welche wir für die Urform annahmen, ist bei den Gastropoden (ursprünglicher Weise) nicht mehr erhalten, sondern wir finden die Schale gewunden. Dies hängt mit der Asymmetrie des Körpers zusammen, welche ihrerseits durch einseitige Ausbildung des Eingeweidesackes erworben wurde, ein für die Gastropoden ganz besonders charakteristisches Merkmal. Dasselbe bedingt eingreifende Lageveränderungen sowohl der äusseren wie der inneren Organe und führt zu Rückbildungserscheinungen, die, wie z. B. bei den Kiemen, den Nieren, Theilen des Circulations- und Nervensystems, in einseitiger Weise auftreten und dadurch die Asymmetrie des Körpers noch verstärken[1]). Bei Formen, die eine pelagische Lebensweise führen, wie

[1]) Bezügl. der Erwerbung der Asymmetrie sei auf die im Capitel XXVIII pag. 1021 gegebene ausführliche Darstellung verwiesen.

die Pteropoden, oder auch bei solchen, welche sich bei kriechender Lebensweise der Schale entledigt haben (Onchidien, Opisthobranchier, Limaciden etc.) tritt secundär wieder eine mehr oder weniger vollkommene Rückkehr zur symmetrischen Gestaltung ein.

Die Form der Kiemen, die Paarigkeit von Nieren und Vorhöfen, die Verhältnisse des Cöloms und der Nephridien lassen die niedersten Gastropoden der Urform noch mit am nächsten stehen, doch erscheinen sie immerhin schon thatsächlich differenzirt, insofern die Asymmetrie des Körpers auch bei ihnen bereits vorhanden ist.

Weniger leicht als von den Gastropoden zu den Urformen ist die Verbindung von den übrigen grösseren Aesten des Molluskenstammes (Solenoconchen, Lamellibranchiaten, Cephalopoden) aufzufinden.

Was zunächst die **Solenoconchen** anbetrifft, so können sie von der Urform durch Erhebung des Körpers (Streckung in dorsaler Richtung) abgeleitet werden; der Kopf tritt stark zurück, bringt aber eine grössere Anzahl von Tentakelfäden zur Entwicklung. Der Fuss wird zu dem langen Grabfuss; der Mantel zeigt sich durch die besprochene Erhebung des Körpers beeinflusst, bietet aber im Allgemeinen die gewöhnlichen Verhältnisse dar, nur dass er an der Spitze eine Oeffnung erhält. Dadurch ist auch die Form der Schale zu erklären, welche die einer an beiden Seiten offenen Röhre ist. Nach den neuesten Untersuchungen über den Bau der Dentalien ist es noch das Wahrscheinlichste, dass sie Beziehungen zu den Gastropoden besitzen, während die früher vermutheten Beziehungen zu den Lamellibranchiern und Cephalopoden nicht aufrecht zu erhalten sind[1]). Die Solenoconchen stellen einen aberranten, wenn auch nur schwachen Zweig des Molluskenstammes dar. Gewisse Uebereinstimmungen, welche sie mit den Lamellibranchiaten zeigen, sind durch die Abstammung beider Zweige von der gleichen Urform zu erklären.

Die **Lamellibranchiaten** erscheinen ebenfalls stark specialisirt, lassen aber in ihren niedersten Vertretern immerhin noch Beziehungen zu der Urform erkennen. So besitzen die Protobranchier noch einen mit Kriechsohle versehenen Fuss, sowie zweireihig gefiederte Kiemen. Fuss und Kiemen der höheren Formen erscheinen dagegen verändert, lassen sich jedoch auf die Grundform zurückführen. Der Kriechsohle gehen sie jedenfalls in Folge ihres Lebens im Sande verlustig; dagegen entwickelt sich eine der Fussdrüsen, welche wir in den verschiedenen Abtheilungen der Mollusken finden, zum Byssusapparat.

Charakteristisch ist für die Lamellibranchier das Zurücktreten des Kopfes, und vor Allem auch das Fehlen der Radula, dieses für die Mollusken sonst sehr constanten Merkmals. Man hat hier, und gewiss mit Recht, von einem Verlust der Radula gesprochen; geht doch die Radula auch gelegentlich bei anderen Formen verloren, deren Verwandte sie besitzen, wie bei verschiedenen Opisthobranchiern (Phyllidien, Doridien, Doridopsis, Tethys u. s. f.[2]).

[1]) Plate gibt in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über die Anatomie von Dentalium eine ausführliche Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Formen (Litt.-Verz. Cap. XXVII, No. 3, pag. 986).

[2]) Nach Simroth (No. 17) braucht z. B. Tethys die Radula deshalb nicht, weil sie sich von zartem Auftrieb nährt; ähnlich die verwandte Melibe. Auch ein Prosobranchier (Magilus) entbehrt der Radula. Er lebt in einer von Korallen überwachsenen Röhre und nährt sich von den Abfällen der Korallen.

Von besonders typischer Ausbildung ist die Schale der Lamellibranchier. Anfangs ein flach napfförmiges, am Rücken liegendes Gebilde, ähnlich der bei der Urform vorausgesetzten Napfschale, biegt sie sich später nach den Seiten um und nimmt damit die definitive zweiklappige Gestalt an. Der Mantel zeigt eine entsprechende Bildungsweise.

Von den inneren Organen besitzen das Nervensystem, der Circulationsapparat, das Pericardium (Cölom) und die Nephridien die für die Mollusken gewöhnliche Bildungsweise. Letzteres gilt im Ganzen auch für die

Cephalopoden, wovon früher (pag. 1157) bereits gesprochen wurde. Von den äusseren Organen zeigen Mantel und Kiemen der Cephalopoden ebenfalls ähnliche Verhältnisse wie bei anderen Mollusken. Auch die Schale ist von einer einfachen Form herzuleiten, wie die rundliche Embryonalkammer derselben beweist. Sie erhob sich später zu der höchst complicirten Form der gekammerten Nautilus-Schale, womit die höchste Form der Molluskenschale überhaupt erreicht ist.

Bei den Cephalopoden ist der Kopf wie bei den Gastropoden wohl entwickelt. Ihm scheinen die den Mund umgebenden Arme anzugehören, und doch muss man diesen nach den neueren Forschungsergebnissen eine andere Bedeutung zuschreiben. Sie sind Theile des Fusses. Erstaunlich und von vorn herein für diese Auffassung wenig günstig erscheint die Thatsache, dass einige von ihnen bis an die Dorsalseite des Kopfes rücken und hier hinter dem Munde gefunden werden. Leichter verständlich würde die Thatsache sein, dass sich der Fuss überhaupt in dieser Weise umbilden konnte. Wenn wir sehen, wie verschiedene Wandlungen er bei einzelnen Lamellibranchiern, Prosobranchiern, Heteropoden und Pteropoden durchmacht, so wird auch eine derartige Modification erklärlich. Vermögen doch die Seitentheile des Fusses bei gewissen Prosobranchiern (Diotocardiern) tentakelartige Bildungen hervorzubringen.

Ein anderer Theil des Fusses hat sich bei den Cephalopoden jedenfalls zu dem anfangs paarigen Trichter umgewandelt. Die Fussnatur dieses Gebildes ist von jeher schon deshalb nicht zweifelhaft gewesen, weil die Lage zwischen Mund und After seine Herkunft sofort verräth. Die Umwandlung, die der Fuss erfahren hat, ist auch beim Trichter eine gewaltige. Ob es sich hierbei übrigens um Epipodien handelt, wie man annimmt, wollen wir nicht weiter untersuchen. Die Vergleichung dieser einzelnen als Pro-, Meso-, Meta-, Para- und Epipodium bezeichneten Theile des Fusses ist dann sehr erschwert, wenn es sich um modificirte Formen handelt, deren Zurückführung auf einander an und für sich schon Schwierigkeiten bereitet. Die Umwandlungs- und Anpassungsverhältnisse werden hier bei verschiedenen Formen recht differente Parthien des Fusses zur Entwicklung gebracht haben.

In den Cephalopoden hat die Molluskenorganisation ihre grösste Höhe erreicht. Wie sich im Bau des ausgebildeten Thieres die weitgehendste Differenzirung herausgebildet hat, so zeigt auch die Entwicklung die grösste Complication im Kreise der Mollusken und entfernt sich am weitesten von denjenigen Merkmalen (totale Furchung der Eier, Larvenformen etc.), welche wir als ursprünglich bei niederen und höheren Vertretern des Stammes kennen lernten.

Litteratur.

1. Brooks, W. K. *The development of the digestive tract in Molluscs. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 20. 1880.*

2. Brooks, W. K. *The acquisition and loss of food-yolk in Molluscan eggs. Stud. Biol. Lab. Johns Hopk. Univ. No. 4. 1880. (Diese Arbeit wie auch die vorhergehende war uns nicht zugänglich.)*

3. Giard, M. A. *On the relationship of the Annelida and Mollusca. Ann. Mag. Nat. Hist. 6. ser. Vol. 5. 1890.*

4. Graff, L. von. *Enantia spinifera, der Repräsentant einer neuen Polycladen-Familie. Mittheil. Naturw. Vereins Steiermark. Graz. 1889.*

5. Hatschek, B. *1) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. 1878 und 2) Lehrbuch der Zoologie. Jena. 1888—91.*

6. Jhering, H. von. *Das Nervensystem und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1878.*

7. Jhering, H. von. *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. Sc. France et Belgique (A. Giard) T. XXIII. Paris. 1891.*

8. Lankester, E. Ray. *Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Transactions. 1875.*

9. Lankester, E. Ray. *Contributions to the developmental history of the Mollusea. Phil. Transactions. 1875.*

10. Lankester, E. Ray. *Notes on the Embryology and Classification of the animal Kingdom ete. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVII. 1877.*

11. Lankester, E. Ray. *Artikel Mollusca in: Encyclopaedia Britannica. 9th Edition. Vol. XVI. 1883.*

12. Lang, A. *Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig. 1884.*

13. Lang, A. *Untersuchungen zur vgl. Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. IV. Tricladen. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 3. Bd. 1882.*

14. Pelseneer, P. *Sur l'épipodium des Mollusques. Bull. Scient. France et Belg. T. XIX, XXII, XXIII. 1888—1891.*

15. Pelseneer, P. *La classification générale des Mollusques. Bull. Scient. de la France et de la Belgique (A. Giard). T. XXIV. Paris. 1892.*

16. Roule, L. *Considération sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sc. Nat. Acad. Par. 7e sér. Zool. T. 11. 1891.*

17. Simroth, H. *Ueber einige Tagesfragen der Malacozoologie etc. Zeitschr. f. Naturw. 62. Bd. Halle. 1889.*

18. Spengel, J. W. *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. 1881.*

19. Thiele, J. *Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. Bd. 1890.*

20. Thiele, J. *Die Stammesverwandtschaft der Mollusken etc. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 25. Bd. 1891.*

XXXI. Capitel.

PHORONIDEA.

Obwohl bereits die älteren Untersucher auf mannichfache Beziehungen im Bau der merkwürdigen Gattung Phoronis zu den Bryozoen aufmerksam gemacht haben, so wurde diese Form doch bisher gewöhnlich den Gephyrei inermes angeschlossen. Erst neuerdings wurde die Verwandtschaft derselben mit Bryozoen und Brachiopoden lebhafter betont (Ray Lankester, Caldwell No. 1, Cori No. 4 a). Die Uebereinstimmung mit diesen Gruppen bezieht sich vorwiegend auf die Anatomie des ausgebildeten Thieres; doch lassen sich auch die Larvenformen ungezwungen auf einander zurückführen.

I. Embryonalentwicklung.

Wir verdanken die Kenntniss der ersten Entwicklungsstadien von Phoronis den Untersuchungen von Kowalevsky (No. 6), Metschnikoff (No. 9), Foettinger (No. 5), Roule (No. 9 a) und Caldwell (No. 2). Letzterer Forscher, dessen Schilderung wir uns hier in den Hauptpunkten anschliessen, ist zu Ergebnissen gelangt, welche von denen der früheren Untersucher vielfach abweichen, so dass manche Verhältnisse einer neuerlichen Prüfung zu bedürfen scheinen.

Die Eier von Phoronis sollen nach Kowalevsky bereits in der Leibeshöhle des Mutterthieres befruchtet werden[1]). Sie gelangen durch die als Oviducte fungirenden, neben dem After ausmündenden Nephridial-Canäle nach aussen und befinden sich dann, umhüllt von der Dottermembran, an den Tentakelfäden des Mutterthieres festgeheftet, wo die erste Entwicklung bis zum Ausschlüpfen der jungen Brut durchlaufen wird. Die Furchung folgt dem totalen, inäqualen Typus; doch ist der Grössenunterschied zwischen den Blastomeren der animalen und vegetativen Hälfte nur ein unbeträchtlicher. Schon im vierzelligen Stadium kann man zwei kleinere und zwei grössere Blastomeren unterscheiden; das achtzellige Stadium zeigt vier kleinere und vier grössere Furchungskugeln sehr regelmässig angeordnet. Im weiteren Verlauf der regelmässig ablaufenden Furchung entwickelt sich bald eine kleine centrale

---

1) Cori hält diese Angabe für unwahrscheinlich und glaubt, dass die Befruchtung ausserhalb des Mutterkörpers im Seewasser stattfinde.

Furchungshöhle, und es kommt auf diese Weise zur Ausbildung einer anfangs rundlichen, dann nach der Richtung der späteren Längsaxe oval gestreckten Blastula, an der man einen aus grösseren Zellen bestehenden vegetativen (entodermalen) und einen kleinzelligen animalen Antheil unterscheiden kann. Die Längsaxe ist so gestellt, dass sie in die Ebene, welche die animale von der vegetativen Hälfte scheidet, zu liegen kommt.

Es entwickelt sich hierauf eine reine Invaginations-Gastrula (Fig. 688), deren Blastoporus ursprünglich oval ist (Fig. 688 *C*), aber bald in seinem hinteren Antheile spaltförmig wird und sich daselbst schliesst. Der vorderste, offen bleibende Theil des Blastoporus geht in die Mundöffnung der Larve (oder richtiger gesagt in die Schlundpforte derselben) über. Die Zellen im Bereich des hinteren verschlossenen Antheils des Blastoporus sind noch später in lebhafter Theilung begriffen und nehmen nach Caldwell lebhaften Antheil an der Mesodermbildung. Dieses ist besonders im Bereich eines dem hintersten Theil des Blastoporus entsprechenden Grübchens (Fig. 688 *D*, *g*) der Fall. Caldwell vergleicht die Verhältnisse von Phoronis mit den bei den Vertebraten sich vorfindenden und bezeichnet diese ganze spaltförmig sich schliessende Parthie des Blastoporus (Fig. 688 *D*) als Primitivstreifen, und eine in demselben sich kennzeichnende Vertiefung als Primitivrinne.

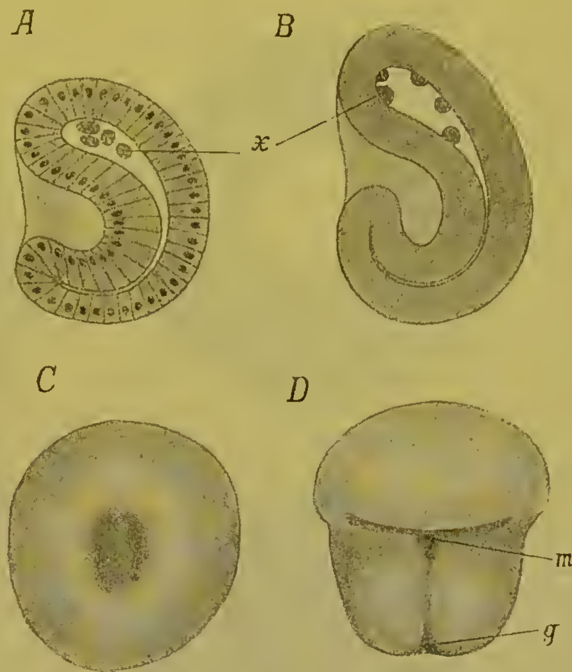


Fig. 688. Gastrulastadien von Phoronis.
A jüngeres, *B* älteres Stadium im optischen Durchschnitt (nach Metschnikoff). *x* Plasmakörper im Blastocöl (Mesenchymzellen?).
C und *D* ventrale Flächenansichten (nach Caldwell).
C Stadium mit ovalem Blastoporus.
D Stadium mit spaltförmig verschlossenem Blastoporus, *m* vorderer, offener Theil desselben, woraus der Mund der Larve hervorgeht, *g* hinterer, grübchenförmig vertiefter Theil der Primitivrinne. Die Abgrenzung eines Präorallappens ist an diesem Stadium deutlich.

Der Embryo macht inzwischen einige Gestaltveränderungen durch. Der vordere Abschnitt desselben quillt auf (Fig. 688 *D*) und zeigt so die erste Andeutung des späteren Kopflappens der Larve. Die Region des Primitivstreifs wächst nun stark in die Länge, so dass das oben erwähnte Grübchen völlig an das hintere Ende des Embryos rückt. Man kann die dem Blastoporus entsprechende Fläche als ventrale, die gegenüberliegende als Dorsalseite bezeichnen.

Sehr eigenthümlich gestaltet sich nach Caldwell (No. 2) die Entwicklung des Mesoderms. Entsprechend dem vordersten Abschnitt des Primitivstreifs zeigt der Entodermsack zwei seitliche, taschenförmige Aussackungen (Fig. 689 *A*, *d*), in deren Grunde durch Proliferation von den Entodermzellen Mesodermelemente (*m'*) sich ablösen. Wenn die-

selben in ziemlicher Anzahl gebildet sind, ordnen sie sich um zwei als Spalträume auftretende Cölomhöhlen (Fig. 689 *B*, *m'*). Diese Entstehung paariger Cölomsäcke durch Einwucherung lässt sich offenbar auf den Typus der Entstehung durch Abfaltung zurückführen. Weiter hinten schnüren sich einzelne Mesodermzellen von den Zellen des Primitivstreifs ab und treten in den Raum zwischen Ectoderm und Entoderm ein. Im hintersten Theil des Primitivstreifs ist das erwähnte Grübchen (Fig. 688*D*, *g*, Fig. 689 *C*, *g*) die Andeutung einer Einsenkung, welche bald in zwei zwischen Ectoderm und Entoderm sich nach vorne erstreckende Divertikel (Fig. 689 *C*, *m''*) auswächst, welche zu Cölomsäcken werden. Es sind auf diese Weise zwei Paare von Cölomsäcken gebildet worden, welche durch die im mittleren Theile entstandenen einzelnen Mesoderm-

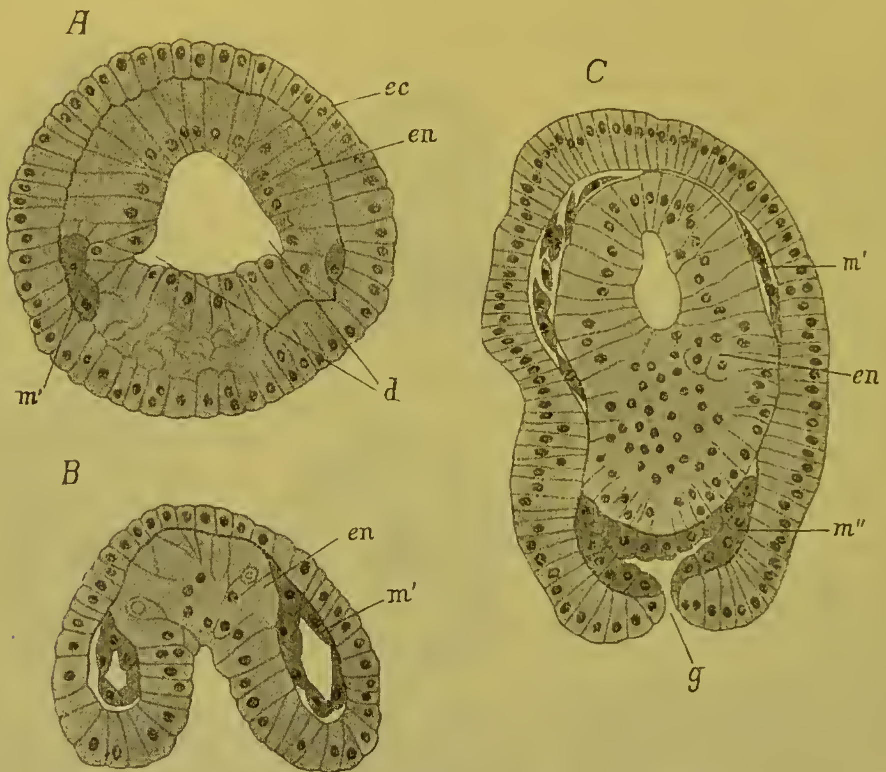


Fig. 689. Mesodermbildung bei Phoronis (nach Caldwell).

A Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryos zur Zeit der Mesodermeinwucherung.

B Querschnitt durch ein älteres Stadium in der Höhe der Mundöffnung.

C Längsschnitt durch einen Embryo zur Zeit der Bildung der hinteren Cölomsäcke (*m''*). Die vorderen Cölomsäcke (*m'*) sind nur theilweise getroffen.

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *d* paarige Urdarmdivertikel, *g* Grübchen am hinteren Körperende, *m'* vorderes Paar, *m''* hinteres Paar von Cölomsäcken.

zellen unter einander verbunden sind. Nach der Entstehung des hinteren Paares von Cölomsäcken, welche vielleicht mit der Bildung der Nephridien in einem gewissen Zusammenhang steht, öffnet sich unter Betheiligung einer schwachen Ectodermeinsenkung ein Durchbruch des hintersten Darmtheils nach aussen, so dass auf diese Weise die Afteröffnung entwickelt ist.

Nach Metschnikoff (No. 9) und Foettinger (No. 5) bildet sich das Mesoderm in viel früheren Stadien als Caldwell angibt und zwar durch

eine Art Mesenchymbildung, indem einzelne Zellen in der Furchungshöhle des Blastulastadiums auftreten (Fig. 688 *A*, *B*, *x*). Die erwähnten Elemente sind nach Angabe der genannten Forscher ziemlich klein, so dass die Annahme CALDWELL's, dass hier eine Verwechselung von in dem Blastocöl liegenden Plasmapartikelchen mit Mesodermzellen vorliege, einige Glaubwürdigkeit besitzt. Immerhin ist es möglich, dass der oben geschilderten Bildung der Cölomsäcke die Entstehung eines Mesenchyms vorhergeht.

Auch nach ROULE (No. 9 a) sollen bereits in dem Gastrulastadium einzelne Mesenchymzellen sich in der primären Leibeshöhle vorfinden. Später, nach Entstehung der Afteröffnung, sollen die Zellen des primären Entoderms zu den Seiten des Afters sich vermehren und auf diese Weise zwei solide Mesodermstreifen erzeugen, während einzelne, sich lostrennende Zellen sich den übrigen Mesenchymzellen beimischen.

Das vordere Paar der erwähnten Cölomsäcke, welche wir als Kopfhöhlen bezeichnen könnten, wächst nun nach vorne und erfüllt bald vollständig das Innere des Präorallappens. Es scheint, dass aus demselben nur die Lophophorhöhle (Fig. 691 *lh*) und die mit derselben zusammenhängende (?) Höhle im Epistom (Fig. 691 *eh*) des ausgebildeten Thieres hervorgeht, welche durch ein queres Diaphragma von dem hinteren Theil der Leibeshöhle getrennt bleiben. Letzterer geht aus dem hinteren Paar von Cölomsäcken hervor, und das in der Medianebene gelegene, den Darm suspendirende Mesenterium (Fig. 691 *ms*) erhält sich hier zeitlebens. Es kommen aber auch noch secundäre, laterale Mesenterien hinzu.

Mit der Entwicklung des Präorallappens, der Ausbildung des Darmkanals in seinen Hauptabschnitten und der Entwicklung der Cölomsäcke sind die Haupttheile des Embryos angelegt, der sich nun bald mit einem allgemeinen Wimperkleide bedeckt. Es bilden sich nun zunächst an zwei bestimmten Stellen Verdickungen des Ectoderms. Die vordere, an dem Scheitel des Embryos sich entwickelnde, kann als das Homologon der Scheitelplatte anderer Larven betrachtet werden (Fig. 689a, 690 *B*) und liefert das als Gehirn zu bezeichnende Ganglion [1]), welches hier zeitlebens seine ursprüngliche epitheliale Lagerung beibehält. Eine zweite Verdickung des Ectoderms tritt hinter dem Munde als bewimperter, halbkreisförmiger Wulst auf. Aus diesem, welcher einem postoralen Wimperkranz gleichzustellen ist, entwickelt sich die Reihe der larvalen Tentakel (Fig. 689a, 690 *B*) und der längs deren Ansatz hinziehende Nervenstrang. Die Tentakel beginnen schon frühzeitig als Ausstülpungen der Körperwand zu sprossen. Ihre Vermehrung geht in der Weise vor sich, dass das am meisten dorsalwärts gelagerte Paar stets das jüngste ist (Fig. 689a, 690 *B*). Wenn die Tentakelreihe auf die Umbildung eines postoralen Wimperkranzes zurückzuführen ist, so können wir einen am Rande des Präorallappens auftretenden, stärker bewimperten Wulst als präoralen Wimperkranz auffassen. Es wächst hierauf die hintere Körperparthie, welche die dorsalwärts gerückte Afteröffnung trägt, zu einem umfangreichen Zapfen aus, dessen Ende sich mit einem circumanalen Wimperreifen bedeckt (Fig. 690 *C* und *D*, 689a). Man kann dann an der nun als Actinotrocha (Fig. 689a, 690 *B* und *C*) zu bezeichnenden Larve drei Körperabschnitte unterscheiden: 1. den Präorallappen, 2. den post-

[1]) Allerdings wird, wie wir unten sehen werden, der Präorallappen sammt dem Gehirn der Larve während der Metamorphose abgeworfen. Da diese Theile jedoch später durch Regeneration ersetzt werden, so können wir dieselben immerhin theoretisch auf die entsprechenden Parthien der Larve zurückbeziehen.

oralen Abschnitt, welcher den Tentakelkranz trägt und welcher die hintere Körperparthie schürzenförmig bedeckt, und 3. den hinteren oder analen Abschnitt.

Die geschilderten Umwandlungen, welche zur Ausbildung der Actinotrochaform führen, gehören schon dem freien Larvenleben an. Die jüngste, eben aus dem Ei gekommene Larve (Fig. 690 *A*) entbehrt noch des Tentakelkranzes und lässt nur in zwei kleinen, neben dem After gelegenen Zipfeln die Anlagen der ersten Tentakel erkennen.

II. Metamorphose.

Die Phoronislarve (Fig. 689*a*, 690 *B*), deren Gestalt wir oben geschildert haben, wurde von Joh. Müller entdeckt und als Actinotrocha branchiata beschrieben und von Wagener, Gegenbaur u. A. genauer untersucht. Krohn (No. 7) und Schneider (No. 10) beobachteten ihre Metamorphose in ein gephyreenähnliches Wesen genauer. Der Nachweis, dass Actinotrocha die Jugendform der durch Wright entdeckten Phoronis sei, wurde von Kowalevsky (No. 6) erbracht. Seither ist die Metamorphose von Phoronis durch Metschnikoff (No. 8), Wilson (No. 11) und Caldwell (No. 1) genauer bekannt geworden.



Fig. 689a. Phoronis-Larve (Actinotrocha), nach Metschnikoff, aus Balfour's Handbuch. *m* Mund, *an* After.

Die nächsten Veränderungen der Actinotrocha bestehen in einem einfachen Grössenwachsthum unter ständiger Vermehrung der Tentakelzahl. Gleichzeitig kommt vor der Scheitelplatte ein Sinnesorgan zur Entwicklung, zu welchem bei einer Art auch noch vier Augenflecke hinzukommen. Es entwickeln sich nun auch die für die einzelnen Arten charakteristischen, auf dem Kopflappen und den Tentakeln sich findenden Pigmentflecken.

Es treten nun jene Anlagen auf, welche dazu bestimmt sind, die larvalen Organe durch definitive Bildungen zu ersetzen. Zunächst entwickelt sich an der ventralen Fläche des hintersten Körperabschnittes eine Einstülpung der Leibeswand (Fig. 690 *C*, *iv*), an welcher man deutlich die beiden Schichten der letzteren (Ectoderm und somatisches Mesoderm) unterscheiden kann. Diese Einstülpung, welche bald zu einem im Innern des Körpers gelegenen, vielfach gewundenen Schlauch auswächst, stellt, wie wir sehen werden, die Anlage des grössten Theils der Leibeswand des ausgebildeten Thieres dar. Es entwickeln sich nun auch an der Basis des Tentakelkranzes kleine Stummel, aus denen die definitiven Tentakel der Phoronis hervorgehen (Fig. 690 *D*).

Sind diese Bildungen angelegt, so sinkt die Actinotrocha zu Boden, und es tritt nun der kritische Augenblick für den Beginn der Metamorphose ein, welche sich binnen einer Viertelstunde vollzieht. Sie wird eingeleitet durch die Ausstülpung des oben erwähnten Schlauches, (Fig. 690 *D*), welcher sich wie ein Schneckenfühler vorstreckt. Da der Darmkanal mittelst der Mesenterien an das innere Ende dieses Schlauches befestigt ist, so muss er bald der eingeleiteten Bewegung folgen und ge-

räth auf diese Weise in das Innere des nun vollständig ausgestülpten Schlauches (Fig. 690 *E*). Während dieser Verwandlung verlieren die übrigen Theile des Larvenkörpers an Turgescenz. Es kommen hierdurch die Mundöffnung und die Afteröffnung auffallend nahe an einander zu liegen. Nun wird der Präorallappen der Larve abgeschnürt. Er verliert seinen Zusammenhang mit dem Körper, geräth in den Oesophagus und wird schliesslich verdaut. Dasselbe Schicksal theilen die Larvententakel und der circumanale Wimperkranz. Auch sie werden abgestossen und verschluckt. Es resultirt hieraus, dass im Bereiche der Mundregion

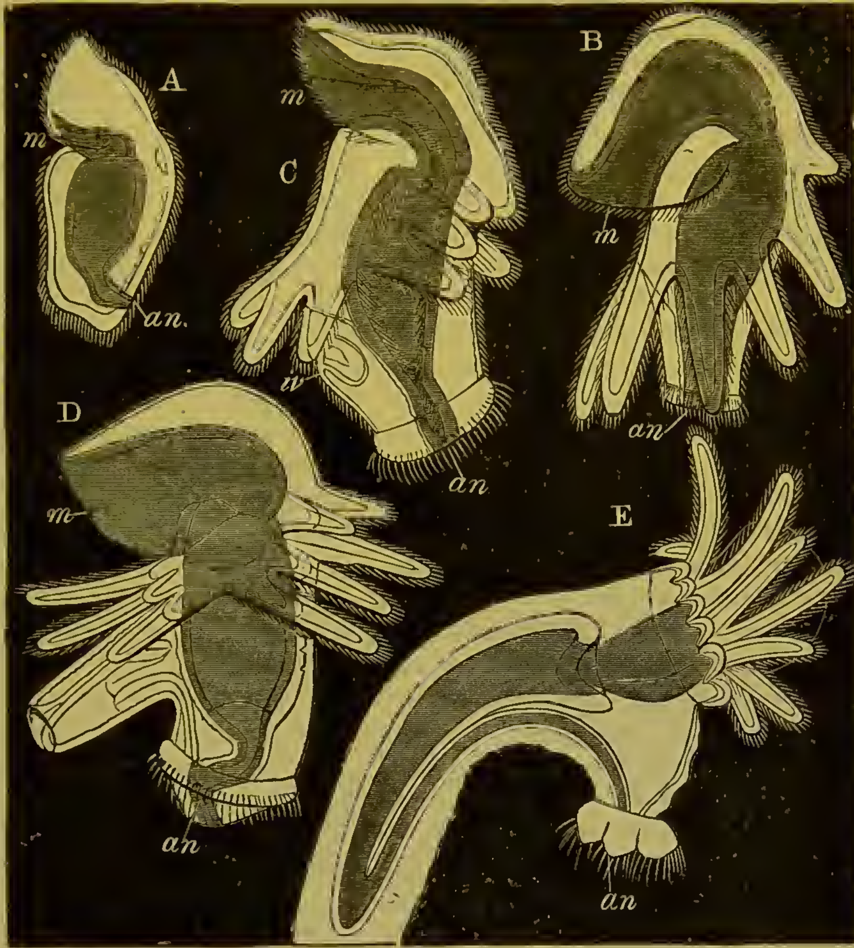


Fig. 690. Metamorphose der Phoronis-Larve (nach Metschnikoff aus Balfour's Handbuch).

A Junge Larve.

B. Larve nach Entwicklung des postoralen Tentakelkranzes.

C Larve mit beginnender Einstülpung *iv*, aus welcher der hintere Körperabschnitt der Phoronis hervorgeht.

D Stadium mit theilweiser und

E mit vollständiger Ausstülpung der erwähnten Einstülpung.

an After, *iv* Einstülpung, aus welcher der hintere Körperabschnitt der Phoronis hervorgeht, *m* Mund.

durch umfängliche Regenerationsvorgänge für die verlorenen Larvenorgane Ersatz geschaffen werden muss. Dass die Anlage des definitiven Tentakelkranzes, welcher sich bald zur Gestalt eines hufeisenförmigen Lophophors umbildet, früh zu bemerken ist, haben wir oben erwähnt.

Es ist durch diese merkwürdige Metamorphose ein Thier producirt worden, dessen Körper zum grossen Theil aus einer Verlängerung der Ventralseite der Larve hervorgegangen ist. Dagegen hat die Dorsalseite eine beträchtliche Verkürzung erfahren und ist in der kurzen, zwischen Mund und After sich erstreckenden Parthie zu erkennen.

Wir haben noch einige Punkte der Organentstehung genauer zu besprechen. Die Nephridien von Phoronis, welche neuerdings durch Caldwell (No. 1) und Cori (No. 4 und 4a, vgl. auch Litt. d. Bryoz. Ect. No. 46) genauer studiert worden sind, stellen am ausgebildeten Thiere schlingenförmig gebogene, paarige, wimpernde Kanäle dar, welche neben der Afteröffnung nach aussen münden (Fig. 691 *n*). Dieselben sind im Bereiche des vorderen Leibeshöhlenabschnittes, doch retroperitoneal gelegen und öffnen sich mittelst eines Wimpertrichters in den hinteren Theil der Leibeshöhle. Diese in ihrem Bau den Segmentalorganen der Anneliden vergleichbaren Nephridien sollen nach Caldwell durch Umwandlung der von ihm in der Actinotrocha gefundenen larvalen Nephridien entstehen. Letztere erinnern mehr an den Bau der Kopfniere der Anneliden. Es sind paarige Kanäle, welche hinter dem Diaphragma zu beiden Seiten des eingestülpten, ventralen Sackes nach aussen münden, und deren inneres, blindes Ende mit einer Anzahl excretorischer Zellen im Zusammenhang steht. Letztere sind sternförmig und münden mittelst eines feinen Kanälchens in den gemeinschaftlichen Sammelgang. Hinsichtlich der Entstehung dieser larvalen Niere glaubt Caldwell in den paarigen Sammelgängen den Rest der Communication erblicken zu können, welche die hinteren Cölomsäcke mittelst des obenerwähnten Grübchens mit dem umgebenden Medium hatten. Die excretorischen Zellen dagegen würden aus den somatischen Mesodermzellen selbstständig ihren Ursprung nehmen.

Besonders ausgezeichnet ist Phoronis durch den Besitz eines am Darm und in den Tentakeln sich verzweigenden, geschlossenen Blutgefässsystems, in welchem eine mit rothgefärbten Blutkörperchen erfüllte Flüssigkeit circulirt. Das Genauere der Entstehung dieses Blutgefässsystems ist bisher noch nicht bekannt geworden, doch scheint es, dass die Gefässe als Spalten im splanchnischen Blatte des Mesoderms ihren Ursprung nehmen. Während nach Cori das Gefässsystem des ausgebildeten Thieres ein vollständig geschlossenes ist, scheint in der Larve eine Communication zwischen demselben und dem Kopftheil der Leibeshöhle zu existiren. In letzterem sollen die Blutkörperchen in Massen angehäuft ihre Entstehung nehmen.

III. Allgemeines.

Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass die Actinotrocha leicht als eine einigermaassen abgeänderte Trochophora-Form aufgefasst werden kann. Wir finden an ihr die Andeutung eines präoralen, den zu einer Tentakelreihe umgewandelten postoralen Wimperkranz und die charakteristische Scheitelplatte. Von besonderer Wichtigkeit ist die Ausbildung des Mesoderms. Dasselbe ist in zwei Paaren von Cölomsäcken angeordnet, welche aber nicht völlig äquivalent zu sein scheinen, da nach Caldwell die Art der Entstehung beider Paare eine verschiedene ist. Das vordere Paar von Cölomsäcken liefert die Kopfhöhle (Lophophorhöhle), das hintere Paar die gesammte Leibeshöhle des ausgebildeten Rumpfes. Ein beide Theile der Leibeshöhle trennendes, queres Diaphragma

findet sich an der Actinotrocha in der Höhe des Tentakelkranzes. Die Nephridien kommen dem hinteren Cölomabschnitt zu.

Wir können demnach an der Actinotrocha sowohl, als an der ausgebildeten Phoronis einen Kopfabschnitt und einen Rumpfabschnitt des Körpers unterscheiden. Im Uebrigen ist der Körper unsegmentirt, und es finden sich keine Anzeichen, welche darauf hindeuten, dass Phoronis von segmentirten Vorfahrenformen abstamme.

Die Metamorphose gibt wichtige Anhaltspunkte für die Orientirung und Auffassung der ausgebildeten Phoronis. Wir erkennen, dass der Haupttheil des Körpers seine Entstehung einem übermässigen Anwachsen der Ventralseite verdankt. Es folgt hieraus, dass die Längsachse des fertigen Thieres zu der der Actinotrocha eine senkrechte Lagerung einnimmt. Die Dorsalseite ist verkürzt und auf die kurze Strecke zwischen Mund und After (Fig. 691 *m—a*) beschränkt (Caldwell). Wenngleich die Larvenorgane abgestossen werden, so können wir doch die an ihrer Stelle auftretenden Bildungen als ihre vollen Aequivalente betrachten. Wir werden demnach auch den Tentakelkranz des ausgebildeten Thieres von dem postoralen Wimperkranz einer trochophoraähnlichen Vorfahrenform abzuleiten haben und ebenso das Epistom als den umgewandelten Präorallappen ansprechen.

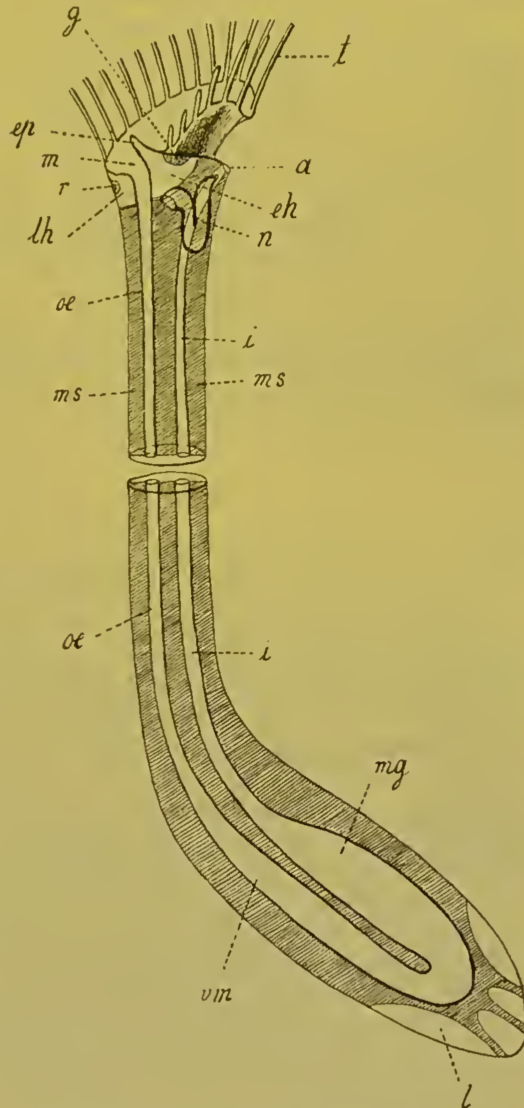


Fig. 691. Schematische Darstellung eines Mediansehnittes von Phoronis (im Anschlusse an Cori).

a After, *eh* Epistomhöhle, *ep* Epistom, *g* Ganglion, *i* Intestinum, *l* Lücken im Mesenterium, *lh* Lophophorhöhle, *m* Mund, *mg* Magen, *ms* dorsoventrales Mesenterium, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *r* Ringnerv, *t* Tentakeln, *vm* Vormagen.

Die merkwürdige Metamorphose von Phoronis entspricht gewiss keinem phylogenetischen Verhalten. Bei den wurmförmigen, vielleicht im Sande oder schon in Röhren lebenden Vorfahren werden wir eine ganz successive Verlagerung der Afteröffnung längs der dorsalen Mittellinie nach vorne anzunehmen haben, wie dies z. B. bei den Sipunculiden der Fall ist. (Vgl. oben pag. 241.)

Es hängt wohl mit der tubicolen Lebensweise zusammen, dass im Rumpfabschnitt der ausgebildeten Phoronis die Symmetrieverhältnisse

schwankend zu werden beginnen. So liegt ein Längsnervenstamm zur linken Seite, während im Querschnitt der Fiederplättchen der Längsmuskulatur bei Phoronis psammophila nach Cori (No. 4) eine neue, gegen die ursprüngliche verlagerte Symmetrieebene sich geltend macht. Ja, in dem Auftreten secundärer und tertiärer Mesenterien, die ein ganz bestimmtes Intervall von Fiederplättchen zwischen sich lassen, ist die Tendenz der Entwicklung des Radiärtypus angedeutet.

Es sei hier darauf hingewiesen, dass bei Phoronis häufig der Kopfabschnitt des Thieres verloren geht und durch Regeneration ersetzt wird. Schon Van Beneden kannte diesen Verlust der Tentakelkrone. Nach Cori (No. 4 a) geht die Tentakelkrone und mit dieser ein Stück des Oesophagus, das Epistom, das Ganglion, die sogenannten Lophophororgane, der Blutgefässring und vielleicht auch die Nephridien verloren. Ein spontanes Abwerfen des Kopfabschnittes findet besonders dann statt, wenn die Thiere unter ungünstige Existenzbedingungen kommen. Es erinnert dieser Vorgang durchaus an das Abwerfen der Köpfchen bei Pedicellina und bei den Tubularien; aber es findet sich derselbe Process auch bei den ectoprocten Bryozoen in dem bekannten Vorgange der Auflösung und nachfolgenden Regeneration des Polypids (vgl. unten pag. 1225).

Litteratur.

1. **Caldwell, W. H.** *Preliminary note on the structure, development and affinities of Phoronis. Proc. R. Soc. London. Vol. 34. 1882—1883.*
2. **Caldwell, W. H.** *Blastopore, Mesoderm and Metameric Segmentation. Quart. Journ. Micr. Science 1885. (2). 25. Bd.*
3. **Claparède, E.** *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Leipzig. 1863.*
4. **Cori, J.** *Beitrag zur Anatomie der Phoronis. Inaug.-Diss. Prag. 1889.*

4a. **Cori, C. J.** *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51. Bd. 1891.*

5. **Foettinger, A.** *Note sur la formation du mésoderme dans la larve de Phoronis hippocrepia. Arch. de Biol. Tom. 3. 1882.*
6. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Anatomie und Entwicklung von Phoronis. (Inaug.-Diss. Russisch.) Petersburg. 1867. Von Leuckart in den Jahresberichten des Archivs für Naturg. 33. Bd. 1867 genau referirt.*
7. **Krohn, A.** *Ueber Pilidium und Actinotrocha. Arch. für Anat. und Physiol. 1858.*
8. **Metschnikoff, E.** *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
9. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryol. Studien. 3) Ueber die Gastrula einiger Metazoën Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

9a. **Roule, L.** *Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (Phoronis Sabatieri n. sp.). Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 110. 1890.*

10. **Schneider, A.** *Ueber die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. Arch. f. Anat. und Phys. 1862.*
11. **Wilson, E. B.** *The origin and significance of the metamorphosis of Actinotrocha. Quart. Journ. Micr. Sc. 21. Bd. 1881.*

Vergl. ausserdem die älteren Angaben von Joh. Müller, Wagener, Gegenbaur, Leuckart und Pagenstecher etc.

XXXII. Capitel.

BRYOZOA ECTOPROCTA.

Systematik: A. Phylactolaemata.

Süsswasserformen, mit hufeisenförmigem, in zwei Arme verlängertem Lophophor, mit Epistom über der Mundöffnung. (Cristatella, Plumatella, Lophopus, Pectinatella, Fredericella).

B. Gymnolaemata.

Meist marin: mit kreisförmigem Lophophor; ohne Epistom.

I. **Cyclostomata.** Mündungen der Zoöcien endständig, rund, nicht verschliessbar, ohne Anhänge (Crisia, Diastopora, Hornera, Tubulipora, Frondipora).

II. **Ctenostomata.** Mündungen der Zoöcien endständig, durch leisten- oder borstenartige Vorsprünge der Tentakelscheide verschliessbar.

1. Halcyonellea. (Alcyonidium, Pherusa, Flustrella).
2. Stolonifera = Vesiculariidae. (Vesicularia, Amathia = Serialaria, Bowerbankia, Farella, Hypophorella; hierher auch die Süsswasserformen: Paludicella und Victorella.

III. **Chilostomata.** Mündungen der Zoöcien in der Regel nicht endständig, meist durch einen beweglichen Deckel verschliessbar.

1. Stolonata. (Aetea, Eucratea.)
2. Radicellata.
   a. Cellularina. (Cellularia, Scrupocellaria, Bugula.)
   b. Flustrina. (Flustra, Membranipora.)
   c. Escharina. (Retepora, Microporella, Eschara, Lepralia, Schizoporella.)

I. Eibildung, Befruchtung, Lage des Embryos.

Die Genitalproducte der ectoprocten Bryozoen entstehen in Zellanhäufungen, welche als Wucherungen des mesodermalen sog. Parenchymgewebes (marine Ectoprocten) oder des demselben entsprechenden Peritonealepithels (Phylactolämen) an der Innenseite der Körperwand

(Endocyste) oder in den Strängen des sog. Funiculargewebes angelegt werden. Vielfach finden sich die Ovarien ursprünglich an der Neuralwand (Rückseite) im vorderen oder mittleren Körpertheil, während der Hoden an der Basis in der Zelle (im proximalen Theil) gelegen ist. Bei den Süsswasserbryozoen zeigt sich häufig eine gewisse Beziehung der Genitalanlagen zu dem als Funiculus bezeichneten Mesenterialstrang. So liegen bei Paludicella die Eier an der Leibeswand nahe der Insertion des oberen Funiculus, während die Spermatozoen an dem Basaltheile des unteren Funiculus entstehen. Bei den Phylactolämen dagegen liegt das Ovarium an der oralen Körperwand, während die Spermatozoen in der Regel am oberen Theile des Funiculus in traubigen Massen entwickelt werden. Bei Cristatella entstehen die Spermatozoen an den mesodermalen Septen der Leibeshöhle.

Die Geschlechtsproducte gelangen in die Leibeshöhle, und hier findet bei einigen Formen die Befruchtung statt. Da die Bryozoen im Allgemeinen hermaphroditisch sind, und es schwierig ist, anzugeben, auf welchem Wege fremde Spermatozoen in die Leibeshöhle gelangen können, hat man das Vorkommen von Selbstbefruchtung angenommen. Die Eier durchlaufen nun entweder ihre ganze Embryonalentwicklung bis zum Ausschwärmen der bewimperten Larven in der Leibeshöhle der Thiere, oder sie gelangen durch Dehiscenz der Körperwand in die Tentakelscheide (nach den Beobachtungen von Joliet [No. 17] bei Valkeria und nach Ostroumoff [No. 26] bei Lepralia und Vesicularia), in deren Höhlung sie die Embryonalstadien bis zum Ausschlüpfen der Larven durchlaufen, oder aber es werden die Eier (wie bei vielen Chilostomen) von besonderen, durch Körperausstülpung entstandenen Bruträumen aufgenommen, sogenannte Oöcien oder Ovicellen, welche man als eigene, zum Zweck der Brutpflege metamorphosirte Individuen des polymorphen Bryozoenstockes erklärt hat.

In jenen Fällen, in welchen die Larven ihre ersten Entwicklungsstadien in der Leibeshöhle des Mutterthieres entwickeln, schwärmen dieselben entweder durch die Mündung des Zoöciums aus, nachdem das zugehörige Polypid eine Rückbildung erfahren hat, oder es findet sich am Polypid in der Nähe der Basis der Tentakeln eine besondere Oeffnung für den Austritt der Embryonen. Eine solche fand Van Beneden bei Farella und Ehlers bei Hypophorella.

Bei einigen wenigen Gymnolämen (Alcyonidium gelatinosum, Membranipora pilosa) haben Farre, Smitt und Hincks einen flaschenförmigen bewimperten Kanal (Nephridium?) aufgefunden, welcher die Leibeshöhle mit dem umgebenden Medium in Communication setzt und zwischen den Tentakeln nach aussen mündet. Neuerdings hat Prouho (No. 28 a) bei einigen Alcyonidiumarten Beziehungen dieses sogenannten „Intertentacularorgans“ zur Eiablage beobachtet. Bei Alcyonidium albidum werden die Eier wahrscheinlich bereits in der Leibeshöhle befruchtet und umgeben sich sodann mit einer weichhäutigen Schale, worauf sie bei ausgestrecktem Polypid des Mutterthieres durch das Intertentacularorgan in das umgebende Medium entleert werden, wo sie ihre weitere Entwicklung durchlaufen. Complicirtere Verhältnisse finden sich bei Alcyonidium duplex. Hier bringt zur Zeit der Geschlechtsreife das in dem Zoöcium befindliche Polypid, welches des Intertentacularorgans entbehrt, zunächst Spermatozoen zur Entwicklung (männliches Polypid). Gleichzeitig wird an der aboralen Seite des Zoöciums ein zweites, mit Ovarium und Intertentacularorgan versehenes Polypid pro-

ducirt (weibliches Polypid), worauf das männliche Polypid bald einer Degeneration anheimfällt. Die befruchteten und mit einer Schale versehenen Eier gelangen wahrscheinlich durch das Intertentacularorgan in die Tentakelscheide, wo sie sich mittelst eines feinen Stieles festheften und ihre weitere Entwicklung durchlaufen. Wenn das Polypid hervorgestreckt wird, wird auch jene Parthie der Tentakelscheide, welche die Eier trägt, ausgestülpt. In dieser Lage wird die Eischale gesprengt, und die Larve schwärmt frei aus.

Die ursprünglich aus kleinen, indifferenten Zellen bestehenden Ovarien lassen sehr bald in ihrem Inneren einige (2—5) junge Eizellen erkennen, während die übrigen Zellen sich um dieselben zu einem Follikelepithel gruppiren (Vigelius). Von den jungen Eizellen wachsen anfangs zwei mächtiger an; in der Regel erlangt aber bloss ein Ei die völlige Reife. Dieses bleibt mit dem Ovarium zunächst durch einen Strang in Verbindung, während der Ovarialrest sich an die Leibeswand zurückzieht, um später einem weiteren Ei zur Ursprungsstätte zu dienen. Ueber die Verhältnisse der Eireifung und die Oöcien der Phylactolämen vgl. unten pag. 1205 und 1206.

Merkwürdige Verhältnisse der Embryogenese fand Harmer (No. 15) bei Crisia, bei welcher Form die reifen Oöcien eine grosse Zahl von Embryonen enthalten. Neben diesen findet sich ein protoplasmatisches, kernhaltiges Netzwerk, welches fingerförmige Fortsätze aussendet, von deren freien Enden die Embryonen wie Knospen abgeschnürt werden. In ganz jungen Oöcien dagegen findet sich die von dem Follikel umhüllte Eizelle, und es scheint, dass aus dieser das obenerwähnte fingerförmige Knospungsorgan, welches die Embryonen producirt, hervorgeht. Wir hätten demnach bei Crisia eine Vermehrung der Embryonen durch frühzeitige Theilung des primären Embryos. Die reifen Larven schwärmen durch die röhrenförmige Oeffnung des Oöciums nach aussen.

Nach Van Beneden und Pergens steht die Eireife mit der Auflösung des Polypids [1]) und dessen späterer Regeneration bei einigen Formen (Flustra truncata, Microporella malusii, Bugula simplex und turbinata) in einem gewissen gesetzmässigen Zusammenhang, so dass, wenn das Ei seine volle Reife erlangt, das Polypid der Histiolyse anheimfällt und zu einem braunen Körper umgewandelt wird. Während der Eierstock ein neues Ei zur Reife bringt, bildet sich ein neues Polypid aus. Ueber das Nähere dieser Regenerationsvorgänge vgl. unten pag. 1225. Hierher sind auch die oben angeführten Beobachtungen von Prouho an Alcyonidium duplex zu rechnen. Auch bei den Phylactolämen wird in der Regel während der Ausbildung der Embryonen und der Statoblasten das zugehörige Polypid rückgebildet, ohne dass jedoch eine spätere Regeneration desselben erfolgt.

---

[1]) Die Ausdrücke „Polypid" und „Cystid" entsprechen einer älteren Anschauungsweise, wonach das die Kammerwandung bildende Cystid ein Individuum darstellt, welches auf ungeschlechtliche Weise durch Knospung das Polypid hervorgehen lässt. Jede Kammer des Bryozoenstockes, bestehend aus Polypid und Cystid, würde dann ein Doppelindividuum oder eine Miniaturcolonie darstellen. Diese Anschauungsweise war in der durch die erwähnten Rückbildungs- und Regenerationsvorgänge sich bekundenden grossen Selbständigkeit des Polypids begründet. Wenngleich wir dieselbe nicht theilen, halten wir doch an diesen eingebürgerten Ausdrücken fest. Für uns ist demnach das Cystid der untere Theil der Leibeswand, während das Polypid den retractilen vorderen Körperabschnitt mit dem daran hängenden Darmkanal repräsentirt. Beide zusammen sind nur Theile eines Individuums.

II. Embryonalentwicklung.

Die reifen, rundlichen oder ellipsoidischen Eier sind von einer hyalinen Membran umhüllt, welche von Pergens als Chorion gedeutet wird. Man erkennt an ihnen einen bläschenförmigen Kern mit rundem Kernkörperchen und einen körnigen, häufig gelb oder bräunlich gefärbten Dotter. Entsprechend dem animalen Pole finden sich zwei Richtungskörperchen von meist ungleicher Grösse.

Die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies der marinen Ectoprocten sind durch Barrois (No. 6 und 7 an Lepralia), Repiachoff (No. 32 an Tendra zostericola, No. 34 an Bowerbankia), Vigelius (No. 39 an Bugula calathus) und Pergens (No. 27 an Microporella malusii) genauer bekannt geworden. Die Furchung ist hier eine totale und annähernd äquale (Fig. 692). Durch eine meridionale Furche wird das zweizellige, und durch eine auf die erste senkrecht stehende Meridionalfurche das vierzellige Stadium erreicht, welches durch eine nun folgende Aequatorialfurche in das regelmässige achtzellige Stadium übergeht (Fig. 692 *A*). Vielfach kann man in diesem Stadium bereits ein kleines Blastocöl erkennen und durch — wenn auch oft geringfügige — Grössendifferenzen die vier Blastomeren des animalen Antheils von denen des vegetativen unterscheiden. Die weitere Segmentation zeigt nun eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit. Das 16zellige Stadium wird erreicht durch das Auftreten zweier Furchen, welche zu beiden Seiten der ersten Meridianebene liegen und mit dieser parallel verlaufen. Es resultirt hierdurch ein Embryo, bei dem jede Hälfte aus 8 Zellen (und zwar in 2 Reihen zu je 4 angeordnet) besteht (Fig. 692 *B*). Durch eine ähnliche Theilung wird das 32zellige Stadium (Fig. 692 *C*) erreicht, indem zwei der zweiten Meridionalfurche parallele und zu ihren Seiten liegende Furchen durchschneiden. Es besteht jede Hälfte des so entstandenen Embryos aus 4 Reihen von je 4 Zellen. Es resultirt aus diesen und den nun folgenden unregelmässigeren Theilungen eine im Ganzen einer biconvexen Linse gleichende Blastula (Fig. 692 *D*). Nun macht sich schon eine regere Theilung der Zellen des animalen (späteren aboralen) Poles bemerkbar, während vom vegetativen Pole aus 4 Entodermzellen in das Blastocöl einwandern (Fig. 692 *E*). Sobald die Entodermzellen ins Innere gerückt sind, scheinen sich die umgebenden Ectodermzellen an einander zu schliessen. Wir können den hier beschriebenen Typus der Entodermbildung auf die polare Einwucherung zurückführen. Vielfach macht sich während dieses Processes eine flache Einsenkung der Region des vegetativen Poles bemerkbar.

Nachdem sich das Ectoderm vollkommen geschlossen hat, tritt eine Vermehrung der 4 Entodermzellen ein, deren Derivate sich nun um einen kleinen, rings vollkommen geschlossenen Spalt (Urdarmhöhle) gruppiren (Fig. 692 *F*). Diese Anordnung wird später meist verwischt, die Entodermzellen vermehren sich noch weiter und liefern schliesslich ein dem embryonalen Bindegewebe nahestehendes Mesenchym (das sogenannte Füllgewebe Fig. 692 *G*, *z*), welches das ganze Blastocöl vollkommen erfüllt. Dieses Gewebe, welches für die spätere Entwicklung ziemlich bedeutungslos ist, und eine mehr passive Rolle spielt, nimmt bald einen reticulären Charakter an (Fig. 695 *B*, *f*, pag. 1199). Während dieser Vorgänge im Inneren haben sich am Rande des biconvexen Embryos zwei Zellreihen durch Grösse bemerkbar gemacht (Fig. 692 *E* und *F*),

von denen die eine in späteren Stadien zu bedeutender Mächtigkeit anwächst und die Anlage des als Corona (Fig. 692 *G*, *c*) bezeichneten Wimperkranzes oder bewimperten Gürtels der Larve darstellt.

Aus dem Füllgewebe entwickeln sich nach erfolgter Festsetzung der Larve die mesodermalen Theile des ersten sedentären Individuums (Primärzoöciums), nämlich die an der Innenseite der Endocyste gelegene parietale Mesodermschicht und die Aussenschicht der säckchenförmigen Polypidanlage (Fig. 698 *b*, pag. 1202). Der übrige Theil des Füllgewebes vereinigt sich mit den aus der Degeneration der Larvenorgane hervorgegangenen Zellmassen zu einem mit Zellresten, Nahrungsdotterkörnchen und Detritus erfüllten rund-

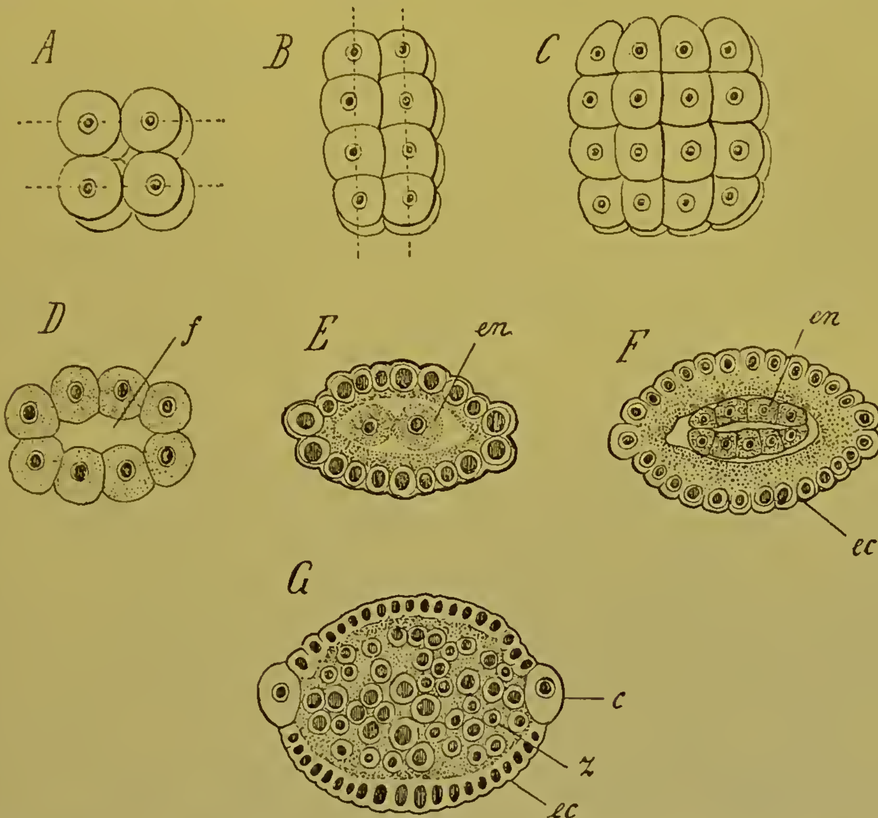


Fig. 692. Furchungs- und Embryonalstadien von Bugula calathus (nach Vigelius).

A Stadium mit 8 Blastomeren, *B* Stadium mit 16 Blastomeren, *C* Stadium mit 32 Blastomeren, sämmtlich in der Ansicht von oben. Die punktirten Linien in *A* und *B* deuten die Richtung der nächstfolgenden Furchen an.

D Blastulastadium im Verticalschnitt. *E* und *F* Gastrulastadien, *G* ein späteres Entwicklungsstadium.

c Coronazellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle, *z* aus dem primären Entoderm hervorgegangenes Füllgewebe.

lichen Ballen (sog. braunen Körper), welcher bei der Entwicklung des ersten Polypids als Nahrungsmaterial verwendet und aufgebraucht wird.

Das sog. Füllgewebe geht direct aus dem primären Entoderm des Gastrulastadiums hervor. Eine Sonderung dieses Keimblattes in Mesoderm und definitives Entoderm findet daher in der Regel nicht statt. Es wurde allerdings von Barrois (No. 7) für Lepralia unicornis das Auftreten einer solchen Sonderung behauptet, wobei das Mesoderm eine Anordnung in paarige Mesodermstreifen aufweisen sollte. Doch hat diese Beobachtung durch spätere

Untersuchungen an verschiedenen Gattungen keine weitere Bestätigung erfahren. Bei jenen wenigen Formen, denen ein ausgebildeter Darmkanal zukommt, muss natürlich eine Trennung von Mesoderm und definitivem Entoderm stattfinden. Schon in früheren Stadien (entsprechend der Fig. 692 *F*) wurde von Prouho (No. 28b) an den Embryonen von Alyconidium und Membranipora pilosa (Cyphonautes) eine Sonderung von Entoderm und Mesoderm wahrgenommen, ohne dass jedoch über die Entstehung des Mesoderms Genaueres beobachtet werden konnte.

Aus dem so entstandenen Embryo (Fig. 692 *G*), an dem man zwei Körperschichten (Ectoderm und Füllgewebe = primäres Entoderm) unterscheiden kann, geht die typische Ectoproctenlarve durch charakteristische Umwandlungen des Ectoderms hervor. Indem die Zellen der Corona mächtiger auswachsen und sich mit Wimpern bedecken, entsteht eine quere Wimperzone (Fig. 693 *c*), durch welche der Körper der Larve in eine obere aborale (dem früheren animalen Pole entsprechende) Hälfte, und in eine untere orale Hälfte getheilt wird. An der aboralen Hälfte entwickelt sich eine scheibenförmige, am Rande mit steifen Wimpern besetzte Verdickung (Fig. 693 *r*), das sogenannte retractile Scheibenorgan (Calotte [Barrois], Kappe), welches als die Anlage des in der ersten Kammer (Zoöcium) des Bryozoenstockes sich ausbildenden Polypids betrachtet wurde. Dieses Organ ist an seinem Umkreis von einer ringförmigen Einsenkung (Fig. 693 *p*, Cavité palléale, Mantelhöhle [Barrois]) umgeben. An der oralen Hälfte treten vor allem zwei Organbildungen auf, durch deren Lage die Symmetrieebene der Larve sich kennzeichnet. Im hinteren Abschnitt der oralen Seite senkt sich eine tiefe Ectodermeinstülpung ein, welche ursprünglich einen nach aussen fast oder völlig geschlossenen Sack (Fig. 693 *s*) darstellt und nach ihrer Function bei der darauf folgenden Metamorphose als Saugnapf (Sac interne, [Barrois])[1]) bezeichnet wird. Weiter nach vorne findet sich eine längs der Medianebene sich hinziehende, mit starken Geisseln bebesetzte Furche, die sogenannte vordere Ectodermalfurche (Mundfurche Nitsche's, fente Barrois'), an die sich im Innern der Larve ein drüsiges Gewebe anschliesst, für welches von Barrois die Bezeichnung: birnförmiges Organ (organe pyriforme, Fig. 693 *o*) eingeführt wurde. In dem Raume zwischen der vorderen Ectodermalfurche und dem Saugnapf findet sich bei einigen wenigen Larven, bei denen ein Darmkanal zur Ausbildung kommt, die Mundöffnung (Fig. 693 *m*).

III. Metamorphose.

Die Metamorphose der Bryozoenlarven umfasst ein mehr oder weniger lange andauerndes Schwärmstadium, während dessen die Entwicklung keine erheblichen Fortschritte macht; ferner die Festsetzung der Larve und die an dieselbe sich anschliessenden, ziemlich complicirten Umbildungen, durch welche die Umwandlung der Larvenform in die Gestalt

---

[1]) Es sei hier darauf hingewiesen, dass die Bezeichnung „Saugnapf" geeignet ist, hinsichtlich der Function dieser Ectodermeinstülpung eine falsche Vorstellung zu erwecken. Thatsächlich ist es nur die in eingestülptem Zustande vorbereitete Basalplatte des künftigen Primärzoöciums. Die Fixation erfolgt keineswegs durch einen Act des Ansaugens, sondern erst nach erfolgter Ausstülpung dieser Basalplatte, wie wir später sehen werden.

der ersten, primären Kammer der jugendlichen Bryozoencolonie sich vollzieht.

Wenngleich es keine Schwierigkeiten darbietet, die Larven der Ectoprocten auf ein einheitliches, oben andeutungsweise geschildertes (pag. 1192) Schema zurückzuführen, so erfordert doch die Deutlichkeit der Darstellung eine gesonderte Behandlung der einzelnen unterscheidbaren Larventypen. Wir lassen der Beschreibung der betreffenden Larven auch stets gleich die Schilderung der Umwandlung derselben in die festsitzende Form folgen, soweit dieselbe bisher genauer bekannt geworden ist.

1. Typus mit ausgebildetem Darmkanal.

An die Spitze unserer Betrachtung der Ectoproctenlarven stellen wir einige isolirte Larvenformen, welche in ihrem äusseren Bau sich von den typischen Ectoproctenlarven (besonders von den Escharinenlarven) nicht allzusehr unterscheiden, dagegen durch die höhere Differenzirung der inneren Organe noch ursprünglichere Verhältnisse aufweisen. Besonders ist es das Vorhandensein eines wohlentwickelten (wenn auch zum Theil functionslosen) Darmkanals, durch welches diese Larvenformen wichtige Anhaltspunkte zum Vergleich mit den Larven anderer Gruppen darbieten, während bei den meisten übrigen Ectoproctenlarven aus dem primären Entoderm nur ein Parenchym (Füllgewebe) mit einer bei manchen Formen demselben eingelagerten gelben Dottermasse hervorgeht.

a. Larve von Alcyonidium.

Die Larve von Alcyonidium (Fig. 693) ist schon von Farre u. A., später hauptsächlich durch Barrois (No. 6) beschrieben und abgebildet und von Harmer (No. 13) genauer auf ihren inneren Bau untersucht worden. Aeusserlich unterscheidet sich diese Larve wenig von dem Typus, welchen wir bei den Escharinen eingehalten sehen werden. In der Ansicht von oben erscheint sie vollkommen kreisrund; an der Seitenansicht (Fig. 693 *A*) erkennt man, dass die orale Fläche durch ihre grössere Wölbung vor der planen aboralen Seite ausgezeichnet ist. Letztere wird fast vollständig von dem mit steifen Wimpern umsäumten retractilen Scheibenorgan (Fig. 693 *r*) eingenommen, welches durch eine ringförmige Einsenkung (Mantelhöhle *p*) von der aus grossen Zellen zusammengesetzten bewimperten Corona (*c*) getrennt ist. An der oralen Fläche erkennen wir im vorderen Abschnitt der Larve die vordere Ectodermalfurche (*o*), an deren Rande Cilien stehen, die sich nach vorne zu einem förmlichen Wimperschopf (Plumet) vereinigen. Im hinteren Theil der Larve bemerkt man das Vorhandensein der Saugnapfeinstülpung (*s*). Erwähnung verdienen ferner zwei Paare Geisseln, welche dem hinteren Abschnitt der Oralfläche angehören.

An einem Längsschnitte (Fig. 693 *B*) erkennt man zunächst die grossen Zellen des Wimperkranzes (*c*), ferner im vorderen Theil der oralen Fläche das im Grund der Ectodermalfurche gelegene birnförmige Organ (*o*), welches hier aus hohen, einen eigenthümlichen histologischen Charakter aufweisenden Zellen des ectodermalen Epithels besteht. Zwischen diesem Organ und der weiter nach hinten gelegenen Oeffnung des Saugnapfes (*s*) findet sich die Mundöffnung (*m*), welche in einen engen, vielleicht als Ectodermeinstülpung entstandenen Oesophagus und einen weiten, blindgeschlossenen Magenraum führt. Es ist durch den Ver-

gleich mit der Larve von Tendra und dem Cyphonautes wahrscheinlich, dass die hinter der Oeffnung des Saugnapfs gelegene Parthie der Afteröffnung entsprechen würde. Dieser hier deutlich entwickelte Darmkanal scheint ein rudimentäres Organ darzustellen; kein Zeichen deutet darauf hin, dass er wirklich functionirt. Er wird im weiteren Verlauf des Larvenlebens rückgebildet. —

Auffällig ist die Dicke des die Mantelhöhle (*p*) auskleidenden Epithels, gegen welche die geringe Mächtigkeit der Ectodermschicht des retractilen Scheibenorgans einigermassen contrastirt. In innigem Zusammenhang mit letzterer Schicht steht eine im vorderen Theil der Larve gelegene Zellmasse (Fig. 693 *B*, *g*), welche von Harmer (No. 13) als das Gehirn betrachtet wird. Harmer beobachtete im Innern dieser Zellmasse entspringende Faserzüge, welche zum Theil mit Zellen der Ectodermalfurche in Verbindung treten sollen, zum Theil sich bis in die Nähe des grossen Wimperkranzes verfolgen lassen. Würden sich diese bisher ziemlich isolirt dastehenden Angaben bestätigen, so würde die Deutung des birnförmigen Organs als Sinnesorgan gerechtfertigt erscheinen, während man bisher aus der histologischen Betrachtung eher auf dessen Function als Drüse schliessen zu können glaubte. Das Vorhandensein eines der Lage nach mit der Scheitelplatte vergleichbaren larvalen Gehirns würde hinsichtlich der Zurückführung der Ectoproctenlarven auf die Trochophoraform von Wichtigkeit sein. Neuerdings haben die Angaben Harmer's durch die Untersuchungen Prouho's (No. 28) an Flustrella eine Bestätigung erfahren. Bei der Schwierigkeit der Untersuchung scheint uns die Deutung der betreffenden Faserzüge als Nerven noch nicht über jeden Zweifel sichergestellt zu sein.

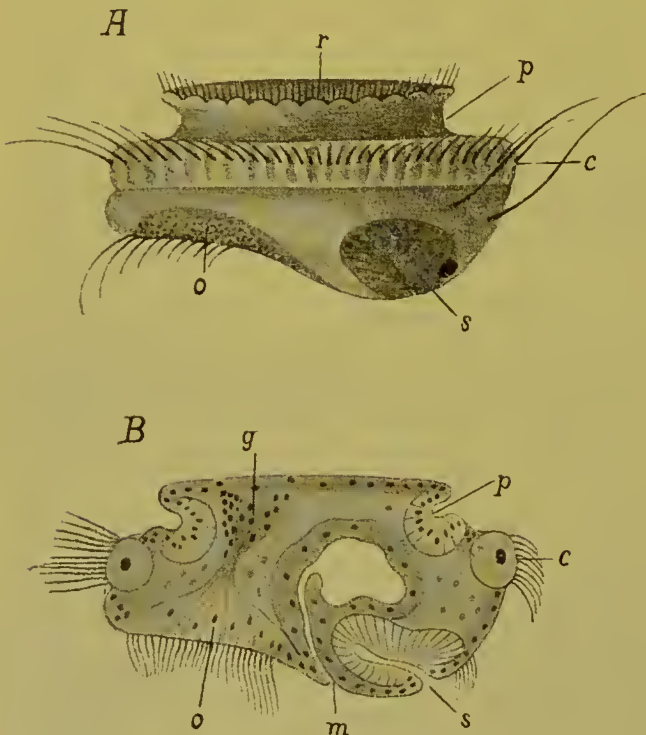


Fig. 693. *A* Larve von Alcyonidium mytili (nach J. Barrois).
B Längsschnitt durch die Larve von Alcyonidium polyoum. (Schema, construirt im Anschlusse an die Abbildungen Harmer's).
c Coronazellen, *g* Gehirn (?), *m* Mundöffnung, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantel-(Palleal-)höhle, *r* retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapf.

b. Larve von Tendra.

Wenn wir von dem sogleich zu erwähnenden Cyphonautes absehen, so gebührt Repiachoff (No. 32) das Verdienst, zuerst das Vorhandensein eines wohlentwickelten Darmkanals an einer typischen Ectoprocten-

larve nachgewiesen zu haben. An der Larve von Tendra (Membranipora) zostericola, welche im Uebrigen den Typus gewöhnlicher Escharinenlarven aufweist und auch der Alcyonidiumlarve ähnlich ist, fand Repiachoff einen Darmkanal, dessen Mundöffnung vor dem Saugnapf, dessen Afteröffnung hinter demselben gelegen ist. Die Tendralarve würde sich demnach hinsichtlich der Topographie der inneren Organe nahe an die Alcyonidiumlarve anschliessen.

c. Larve von Membranipora und Flustrella.

Die Larve von Membranipora hat vielfache Bearbeitung erfahren. Sie wurde von Ehrenberg als Cyphonautes zu den Rotatorien gestellt, später von Joh. Müller mit der Mitraria verglichen, von Semper, Leydig und Claparède (No. 1) für eine Lamellibranchierlarve erklärt, bis Schneider (No. 5) ihre Umwandlung in eine junge Membranipora pilosa feststellte. Spätere Angaben über den Bau des Cyphonautes rühren von Allmann, Metschnikoff (No. 19), Hatschek (No. 2), Barrois (No. 6), Repiachoff (No. 4) und Prouho (No. 28) her, während die Festsetzung und Umwandlung ausser von Schneider hauptsächlich von Ostroumoff (No. 3) erforscht wurde. Aus den Angaben der Genannten geht hervor, dass Cyphonautes in allen wichtigen Punkten mit den typischen Ectoproctenlarven (z. B. der Alcyonidiumlarve) vollkommen übereinstimmt, und dass die scheinbaren Differenzen mehr nebensächlicher Art sind.

Cyphonautes (Fig. 694) hat die Gestalt einer seitlich zusammengedrückten Glocke. Die untere Oeffnung ist von einer Wimperschnur umsäumt. Wenn wir dieselbe mit der Corona der Alcyonidiumlarve vergleichen, so ergibt sich, dass wir die äussere Fläche der Glocke als die aborale Seite, die Höhle der Glocke dagegen als die zu einer Art Atrium oder Vorhof eingestülpte Oralseite in Anspruch nehmen müssen. Der ganze Körper ist aussen von zwei dreieckigen Schalenklappen bedeckt, welche längs des vorderen Randes, der dem Faserzug *f* in Fig. 694 parallel läuft, mit einander verbunden sind. Die beiden in diesem Schlossrande an einander stossenden Schalenklappen bedecken den seitlich compressen Körper von beiden Seiten. Ihr hinterer Rand, welcher dem Mittel- und Enddarm parallel läuft (Darmrand), ist nach der Mittellinie des Körpers scharf umgebogen. Die Schalenklappen berühren sich an

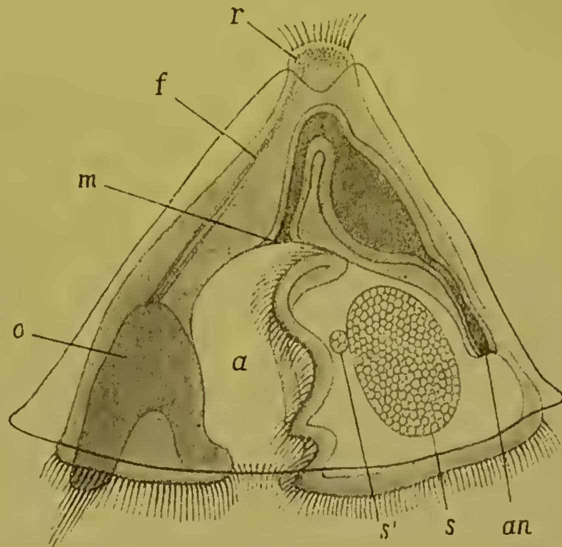


Fig. 694. Larve von Membranipora = Cyphonautes (combinirt nach den Abbildungen von Claparède, Schneider und Hatschek).
a Atrium, *an* Afteröffnung, *f* verbindende Fasern zwischen dem birnförmigen Organ *o* und dem retractilen Scheibenorgan *r*, *m* Mund, *s* drüsige Ectodermverdickung (Homologon des Saugnapfs), *s'* ähnliches, kleineres Organ.

dieser Stelle wie Zangen. Im Bereiche der unteren Oeffnung (Eingang in das Atrium) klaffen die Schalenklappen. An dem Scheitelpole tritt ein mit steifen Cilien bedeckter Knopf (*r*) aus der Schale nach aussen vor, welcher jedoch nach innen zurückgezogen werden kann. Wir erkennen in ihm das Homologon des „retractilen Scheibenorgans".

Hinsichtlich der Wimperschnur, welche am Glockenrande hinläuft, herrscht noch einige Unklarheit. Nach Ehrenberg und Hatschek ist eine einzige, in sich zurücklaufende, vielfach gewundene Wimperschnur vorhanden, während es nach Claparède und Schneider, denen sich Prouho anschliesst, eher scheinen möchte, als wären zwei gesonderte Wimperreifen zu unterscheiden, ein vorderer in der Umgebung des birnförmigen Organs (*o*), und ein hinterer, zum Theil in das Atrium sich einsenkender, circumanaler Wimperkranz.

An der oralen, nach innen eingestülpten Fläche bemerken wir zunächst im vorderen Winkel eine mit einem Wimperschopf versehene Zellmasse, in welcher wir das birnförmige Organ (*o*) erblicken. Nach Repiachoff kann man an dieser Zellmasse zwei Theile unterscheiden: eine saugnapfartig eingestülpte, von einer Wimperschnur umzogene Verdickung des Epithels (Ectodermalfurche) und einen darüber gelegenen Zellhaufen (eigentliches birnförmiges Organ). Aehnlich wie bei Alcyonidium ist auch hier dies Organ mit dem retractilen Scheibenorgan (*r*) durch Faserzüge (*f*) verbunden, welche als Muskel- und zum Theil als Nervenfasern in Anspruch genommen worden sind (Prouho).

Cyphonautes besitzt einen vollkommen ausgebildeten und functionirenden Darmkanal. Die Mundöffnung (*m*) findet sich im Grunde des Atriums. Sie führt in einen gegen den Scheitel aufsteigenden, sehr erweiterungsfähigen Oesophagus. Dort schliesst sich nach einer Knickung der erweiterte Magenabschnitt an, welcher in einen Enddarm überführt. Die Afteröffnung (*an*) mündet in das Atrium. In dem Raume zwischen Mund und Afteröffnung findet sich eine drüsige Epidermisverdickung (*s*) in paariger Anordnung. Neben diesem nierenförmigen Gebilde wurde noch ein ähnliches, kleineres (*s'*) beobachtet. Ostroumoff hat gezeigt, dass bei Beginn der Umwandlung in die sedentäre Form die Festheftung des Cyphonautes mittelst dieser paarigen Scheibe und eines von derselben abgesonderten Klebestoffes sich vollzieht, so dass wir in derselben das Homologon des Saugnapfes der übrigen Ectoproctenlarven erblicken können.

Das kleinere, neben dem Saugnapf erkennbare Gebilde wurde von Schneider und H. Prouho als der Querschnitt des Schalenschliessmuskels in Anspruch genommen.

Wie aus obiger Schilderung hervorgeht, lässt sich Cyphonautes hinsichtlich aller wichtigen Punkte mit dem Typus der Alcyonidiumlarve in Uebereinstimmung bringen. Er unterscheidet sich von derselben zunächst durch die geringere Entwicklung des retractilen Scheibenorgans und durch den Mangel einer dasselbe umgebenden, ringförmigen Mantelhöhle. An Stelle der letzteren ist eine ausgedehnte Fläche (Mantelfläche) der aboralen Körperhälfte zur Ausbildung gekommen, welche die beiden Schalenklappen durch cuticulare Absonderung erzeugt. Die orale Fläche ist hier nicht, wie bei Alcyonidium, nach unten vorgewölbt, sondern in das Innere des Körpers zurückgezogen, wodurch ein Vorraum (Atrium) gebildet wird — ähnlich, wie wir dies bei Pedicellina sehen werden.

Eine vermittelnde Stellung zwischen Cyphonautes und dem Typus der Alcyonidiumlarve nimmt die Larve von Flustrella hispida ein, welche

durch METSCHNIKOFF (No. 20), BARROIS (No. 6) und PROUHO (No. 28) bekannt geworden ist. Hier wird der Darmkanal in den Embryonalstadien angelegt, fällt jedoch später der Degeneration anheim. Im Uebrigen zeigt die Entwicklung der Flustrellalarve viel Uebereinstimmung mit der von Alcyonidium. Es entwickelt sich ein Embryo, an dessen aboraler Fläche der centrale Theil durch eine ringförmige Mantelhöhle von der Corona sich abgrenzt. Erst secundär schlägt sich die Corona in Form zweier seitlicher Lappen nach unten um, wodurch die Oralfläche in ein Atrium eingeschlossen erscheint, während die ringförmige Mantelhöhle verstreicht. Sodann entwickeln sich paarige Schalenklappen, welche die gesammte Aboralfläche, mit Ausnahme des sehr kleinen, retractilen Scheibenorgans bedecken. Eine ähnliche, wenngleich nicht so weit gehende Umbildung nach derselben Richtung weist die Larve von Eucratea chelata auf (BARROIS).

Durch die Untersuchungen von PROUHO sind interessante Angaben in Bezug auf den inneren Bau der Flustrellalarve erzielt worden. Hinsichtlich des Vorhandenseins eines Nervensystems stimmt PROUHO im Wesentlichen mit HARMER überein. Bei der Flustrellalarve ist das retractile Scheibenorgan (wie bei Cyphonautes) mit dem birnförmigen Organ durch einen Strang von Muskelfasern verbunden. Längs dieses Stranges zieht ein Bündel von Nervenfasern, welches, vom retractilen Scheibenorgan kommend, sich bis zu den Zellen der Ectodermalfurche und der Corona verfolgen lässt. Im oberen Verlaufe treten einzelne Fasern dieses Bündels in Verbindung mit Ganglienzellen. Während PROUHO die von HARMER als Ganglienzellen angesehenen Elemente auf einfache Mesodermzellen zurückführen zu können glaubt, hält er gewisse mit grossen Kernen versehene Elemente für die echten Ganglienzellen dieses Bereiches.

Eine genauere Untersuchung des Organcomplexes in der Umgebung der Ectodermalfurche ergab, dass wir einen von den bewimperten Zellen der Ectodermfurche getrennten, inneren Zellcomplex (organe glandulaire, organe pyriforme im engeren Sinne) zu trennen haben. An dem letzteren, offenbar drüsige Structur aufweisenden Organe lassen sich drei Parthien erkennen. Die seitlichen Parthien zeigen radiär gerichtete Zellen, welche in die Ectodermalfurche einmünden, während die Zellen der mittleren Parthie längsverlaufend in ein vor dem Wimperschopf der Ectodermfurche gelegenes Grübchen ausmünden (PROUHO).

Ausserdem findet sich bei unserer Larve eine hochentwickelte Muskulatur, bestehend aus seitlichen Parietal- und Longitudinalmuskeln und aus einem schon von METSCHNIKOFF beobachteten Schalenschliesser. Eine unter dem Ectoderm gelegene mesodermale Zellschichte spielt bei der Metamorphose eine wichtige Rolle, insofern in ihr die Mesodermschicht des zur Entwicklung kommenden Polypids und der ersten Kammer präformirt ist.

Die Umwandlung der Larven dieses Typus in die sedentäre Form (Primärindividuum des Stockes) vollzieht sich in gleicher Weise, wie bei den übrigen Ectoprocten, daher wir auf die unten (pag. 1200) folgende Schilderung der Metamorphose von Bugula (und Lepralia) verweisen. Hier sei nur erwähnt, dass Cyphonautes, dessen Umwandlung durch SCHNEIDER und OSTROUMOFF bekannt geworden ist, sich unter Vermittlung des oben erwähnten, paarigen, scheibenförmigen Organs mit der Oralfläche festheftet, um sich unter Auflösung (Histiolyse) der inneren Organe in eine kugelige, von den Schalenklappen bedeckte Masse, der Anlage der ersten Kammer (Primärzoöcium), umzuwandeln. Während an der Oberfläche derselben die Ectocyste abgeschieden wird, entsteht

das Polypid der ersten Kammer durch später zu schildernde Entwicklungsvorgänge aus dem retractilen Scheibenorgan (SCHNEIDER, OSTROUMOFF).

Hinsichtlich des letzteren Punktes haben die neueren Untersuchungen PROUHO's für Flustrella das bemerkenswerthe Resultat ergeben, dass das retractile Scheibenorgan — wie alle anderen Larvenorgane — eingestülpt wird und einer Degeneration anheimfällt. Während dieses Processes bildet sich aus den umgebenden Ectodermparthien eine verdickte Scheibe, welcher sich an der Innenseite Mesodermelemente anschliessen. Diese zweischichtige Platte, die nun an der Stelle des zu Grunde gegangenen retractilen Scheibenorgans gelegen ist, stülpt sich jetzt ihrerseits ein, um so die säckchenförmige Polypidanlage entstehen zu lassen. Wenngleich die meisten übrigen Autoren das Polypid direct aus dem retractilen Scheibenorgane hervorgehen lassen, so muss es doch als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass der hier für Flustrella geschilderte Entwicklungsgang für die Entwicklung des Polypids bei sämmtlichen Ectoproctenlarven die Norm ist.

Den Larven des hier angeführten Typus schliesst sich auch die von Pherusa tubulosa an, welche nach PROUHO (No. 28 a) auch durch den Besitz einer zweiklappigen Schale ausgezeichnet ist. Ebenso soll nach demselben Autor (No. 28 b) die Larve von Hypophorella sich dem Cyphonautes-Typus nähern.

2. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit wenig entwickelter Corona.

In ihrem äusseren Habitus stimmen die Larven dieses Typus, welche hauptsächlich der Gruppe der Escharinen zukommen und beispielsweise durch die von BARROIS näher beschriebene Larve von Lepralia Pallasiana (No. 9) vertreten sind, fast vollständig mit der Alcyonidiumlarve überein. Auch hier finden wir die orale und aborale Seite durch eine Corona grosser, aber nicht übermässig vergrösserter Zellen mit einem Kranz von Cilien getrennt. Die aborale Seite weist das wohlentwickelte, von einer ringförmigen Mantelhöhle umgebene, retractile Scheibenorgan, die orale Seite die Ectodermalfurche mit ihrem Wimperschopf und die Saugnapfeinstülpung auf. Vielfach macht sich an den Larven dieses und des folgenden Typus eine lebhafte Pigmentirung bemerkbar, wozu in einzelnen Fällen noch paarige, augenfleckenähnliche Pigmentflecke hinzukommen. Der wesentlichste Unterschied der Larven dieses Typus gegenüber Alcyonidium wäre gegeben in dem Mangel eines Darmrudimentes. Wir nehmen an, dass das Innere dieser Larven nur das sogenannte Füllgewebe enthält. Allerdings ist bei dem mangelhaften Zustand unserer Kenntniss der Anatomie dieser Larven die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass man noch bei einer grösseren Anzahl derselben einen wohlentwickelten Darmkanal vorfinden würde. Es lässt sich somit nach dem heutigen Standpunkt der Kenntnisse die Grenze zwischen dem vorliegenden Entwicklungstypus und dem vorher beschriebenen noch nicht genau normiren.

Die Metamorphose der Larven dieses Typus wollen wir gemeinsam mit der des folgenden behandeln.

3. Typus der darmlosen Chilostomenlarven mit mächtig entwickelter Corona.

I. Bau der Larve.

Als die bestbekannte Vertreterin der Larven dieses Typus, der hauptsächlich den Cellularinen zukommt, mag uns die Bugula-Larve (Fig. 695) dienen, welche durch die Untersuchungen von NITSCHE (No. 22), CLAPARÈDE (No. 10), SALENSKY (No. 37), BARROIS (No. 9) und VIGELIUS (No. 39 und 40) genauer bekannt geworden ist. Auch hier mangelt der Darmkanal völlig. Das primäre Entoderm wandelt sich direct in das sogenannte Füllgewebe (Fig. 695 *B*, *f*) um. Die Organe des Ectoderms weisen dieselbe Vertheilung auf, wie bei den Larven des Alcyonidium- und Escharinentypus; doch wird die Gesammtgestalt der Larve eine einigermaassen andere, und zwar hauptsächlich durch das mächtige Anwachsen der Coronazellen (*c*) nach der Richtung der Hauptaxe. Dieselben strecken

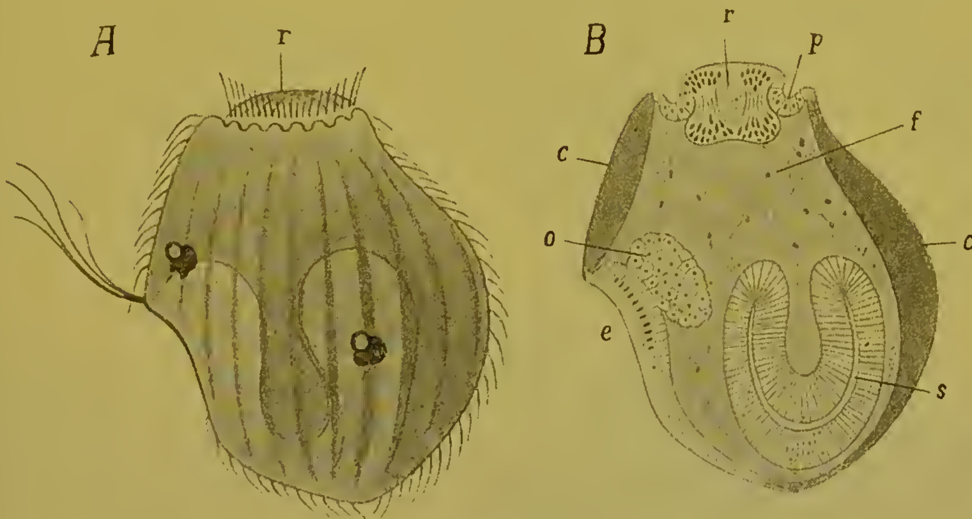


Fig. 695. *A* Larve von Bugula plumosa (nach J. BARROIS).
B Medianschnitt durch eine Larve von Bugula (Schema, construirt nach mehreren Abbildungen von VIGELIUS).
c Zellen der Corona (eine einzige Zelle an jeder Seite), *e* Ectodermalfurche, *f* Füllgewebe, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantelhöhle (Pallealhöhle), *r* retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapf.

sich nämlich ungemein in die Länge und bedecken sich an ihrer ganzen Oberfläche gleichmässig mit Wimpern, während bei den Larven der vorhergehenden Typen meist nur ein Wimperreif erkennbar war. Durch diese Verbreiterung der Corona wird das Gebiet der aboralen und der oralen Fläche wesentlich eingeengt. Das retractile Scheibenorgan (*r*) ist in Folge dessen kleiner, und die Ectodermalfurche (*e*) wird von den sich vergrössernden Coronazellen so sehr umwachsen, dass sie schliesslich vollkommen in das Bereich der Corona aufgenommen erscheint. Wir kommen auf diese Weise zu einer mehr oder weniger kugelförmigen oder abgerundeten Larvenform, an der die Symmetrieebene durch die Lage der Ectodermalfurche gekennzeichnet ist; die Larve weist demnach eine pfirsichförmige Gestalt auf.

Der feinere Bau der Bugulalarve ist vor Allem durch VIGELIUS (No. 39) genauer bekannt geworden. Betrachten wir zunächst die

Organe der oralen Seite. Der Saugnapf (*s*) entsteht als Ectodermeinstülpung. In den späteren Stadien scheint die Einstülpungsöffnung sich zu schliessen, wenigstens war sie nicht mehr erkennbar. Der obere Theil der Wand des Saugnapfes stülpt sich in die Höhle des Organs selbst ein, welche dadurch sehr verengt wird. Die ganze Anlage gewinnt hierdurch eine becherförmige Gestalt. Im vorderen Theil der oralen Fläche legt sich eine zweite Ectodermeinstülpung an, welche später zwischen die Zellen der Corona gelangt und als Ectodermalfurche (*e*) bezeichnet wird. Die Ectodermzellen im Bereich dieser zeigen sich hoch cylindrisch und drüsig verändert. In directem Zusammenhang mit diesem drüsig veränderten Epithel steht eine ins Innere der Larve sich erstreckende Wucherung von Zellen des gleichen Charakters, welche nach hinten in drei Zipfel ausläuft. Es ist dies das sogenannte birnförmige Organ (*o*). Vigelius ist geneigt, das Epithel der Ectodermfurche und das birnförmige Organ als einen gemeinsamen, dem Ectoderm entstammenden Drüsencomplex zu betrachten.

An der aboralen Fläche entsteht das retractile Scheibenorgan (*r*) als eine einfache Verdickung des Ectoderms, dessen Zellen sich zu hohen, cylindrischen Elementen verlängern und in mehreren Schichten anordnen. Im Centrum scheinen diese Elemente zu fehlen, während sie an der Peripherie des Organs eine radiäre Anordnung aufweisen. Es kann dieses Organ ziemlich weit über die Oberfläche der Larve vorgestreckt und wieder zurückgezogen werden. Sein Besatz mit steifen Härchen dient vermuthlich irgend welcher Sinnesperception, wahrscheinlich zur Vermittlung von Tasteindrücken.

II. Die Metamorphose.

Die erste Erscheinung, welche sich geltend macht, wenn die Larven sich zur Festsetzung anschicken, ist eine Aenderung in der Bewegungsweise. Sie bewegen sich jetzt fortwährend in kreisförmigen Bahnen, wobei das retractile Scheibenorgan möglichst vorgestreckt wird. Unter einer plötzlich erfolgenden Contraction des Körpers wird nun der Saugnapf nach aussen umgestülpt, worauf die Festheftung der Larve mit der durch Secret klebrigen unteren Fläche des Saugnapfs erfolgt. Der ausgestülpte Saugnapf zeigt bei Bugula zunächst eine ringförmige Einschnürung (Fig. 696 und 697 *s*), wodurch eine obere breitere Parthie von einer schmäleren, im Centrum nach unten vorragenden Parthie getrennt wird. Später dagegen flacht sich die Unterseite des Saugnapfs zu einer breiten Zellplatte (plaque adhésive Barrois) ab, aus welcher die Basalfläche der Endocyste des Primärzoöciums hervorgeht.

Die ganze übrige Körperwand des Primärzoöciums, also die obere Parthie und die Seitenwände, werden von dem in der Larve verhältnissmässig kleinen aboralen Theil geliefert. Es geschieht dies vornehmlich durch eine Dehnung jener Ectodermparthien, welche früher die Auskleidung der kreisförmigen Furche (Mantelhöhle *p*) bildeten und welche sich in der Larve durch ihre dicke Zellwandung auszeichneten (Fig. 696 *A*). Hierbei verstreicht die Mantelhöhle (*p*) vollständig, indem jene ringförmige Hautfalte, welche die letztere nach aussen umgrenzte und als Mantel bezeichnet wurde, sich nach unten umbiegt (Fig. 696 *B*) (wodurch ihre Innenfläche nun zur Aussenfläche wird) und die Körperwandung des Primärzoöciums hervorgehen lässt.

Hand in Hand mit diesen Processen vollzieht sich die Umstülpung oder Umkrämpelung der Corona (Fig. 696 *B*). Indem die unteren

Enden der Coronazellen (*c*) in ihrer Ruhelage verbleiben, bewegen sich die oberen Enden derselben zunächst nach aussen (Fig. 696 *A*) und dann nach unten (Fig. 696 *B*), so dass jede Coronazelle am Ende der Umstülpung eine Drehung von 180 ° erfahren hat. Es entsteht hierbei ein Stadium, welches von Barrois mit dem bezeichnenden Namen des parapluieförmigen belegt worden ist (Fig. 696 *B*). Die obere Fläche desselben wird zur Körperwandung, während die untere Fläche von den umgestülpten Coronazellen gebildet ist. Indem sich die Ränder dieses Parapluies an die Adhäsivplatte (*s*, des Saugnapfs) anlegen und mit derselben verwachsen, wird die Körperwand zu einem Sack abgeschlossen (Fig. 697). Gleichzeitig verwachsen die eingekrümmten Coronazellen mit der oberen Fläche des Saugnapfs. Es kommt auf diese Weise eine ringförmige Höhle (Vestibulum, Barrois) zu Stande (Fig. 697 *v*), deren Wände sich bald von der Körperwand völlig loslösen und einer Degeneration anheimfallen. Dieses Schicksal theilen mit der Corona auch die Ectodermalfurche, das birnförmige Organ und (wenn ein solcher vorhanden ist) der Larvendarm. Man findet dann im Innern der sackförmigen Larve eine durch Degeneration der vornehmsten Larvenorgane hervorgegangene Zellmasse, welche sich mit der durch Degeneration des Füllgewebes entstandenen vereinigt, um den sogenannten braunen Körper zu bilden.

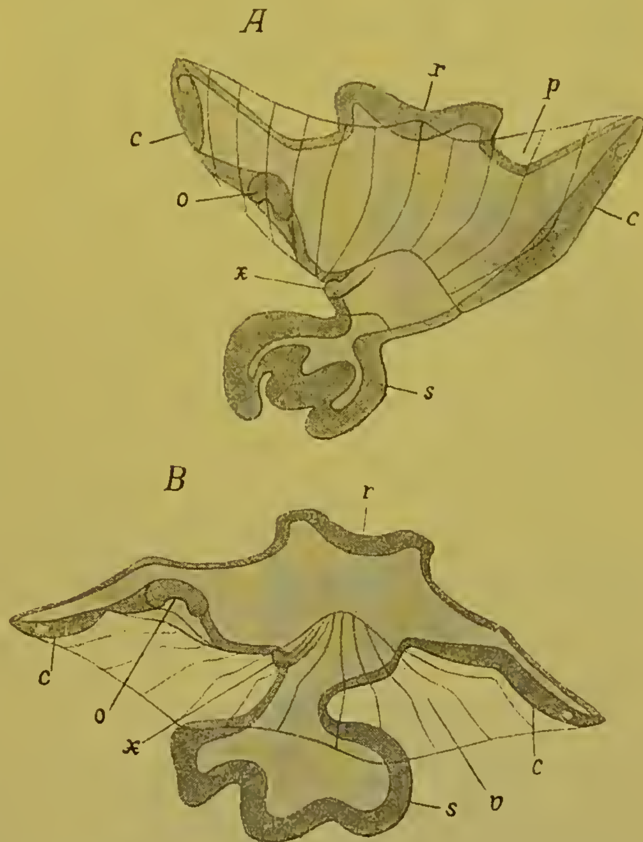


Fig. 696. Umwandlung der Larve von Lepralia unicornis (nach J. Barrois).

A Erstes Stadium der Umwandlung. Der Saugnapf (*s*) ist ausgestülpt, die Umstülpung der Corona (*c*) wird eingeleitet.

B Nächstfolgendes sog. parapluieförmiges Stadium. Die Umstülpung der Corona (*c*) hat sich vollzogen.

c Coronazellen, *o* birnförmiges Organ, *p* Mantelhöhle, *r* retractiles Scheibenorgan, *s* ausgestülpter Saugnapf, *v* Vestibulum, *x* paariges räthselhaftes Organ (nach Barrois Mesodermanlage des Polypids).

Durch die erwähnten Vorgänge wurde die Anlage der Körperwand des Primärzoöciums gebildet. Dieselbe bedeckt sich bald an ihrer Oberfläche mit einer chitinösen (bei vielen Formen kalkhaltigen) Ausscheidung, der Ectocyste.

Während dieser Entwicklungsvorgänge machen sich am Scheitelpole der Larve Processe bemerkbar, durch welche die Anlage des Polypids

des Primärindividuums zur Ausbildung kommt. Das hier gelegene retractile Scheibenorgan hat sich in eine aus hohen Zellen gebildete Platte umgewandelt, welche sich bald nach innen (Fig. 697 *r*, 698 *Aa*) einstülpt. Das auf diese Weise entstandene Säckchen schnürt sich bald vollständig von der Körperwand (Fig. 698 *B*) ab und stellt die Anlage der ectodermalen und auch der entodermalen Theile (des Darmkanals) des Polypids dar. Bald legt sich an die Aussenseite dieses Säckchens eine Zellschicht (*b*) an, in welcher wir die Mesodermschicht des Polypids erkennen. Ueber den Ursprung dieser Schicht sind verschiedene Vermuthungen aufgestellt. Nach Barrois (No. 7 und 9) finden sich bei Lepralia an den Seiten der vorderen Ectodermalfurche zwei Verdickungen des Ectoderms (Fig. 696 *x*), welche bei der Umstülpung der Corona in das Innere des Primärzoöciums gelangen und hier von der darauffolgenden Degeneration der Larvenorgane allein verschont bleiben, um die Mesodermschicht des Polypids zu bilden. Diese Angaben sind durch spätere Untersuchungen nicht bestätigt worden. Viel wahrscheinlicher ist die Vermuthung Ostroumoff's (No. 25 und 26) und Vigelius' (No. 40), welche neuerdings von Prouho (No. 28) bestätigt wurde, wonach die fragliche Zellschicht aus dem mesodermalen Larvengewebe (Füllgewebe)

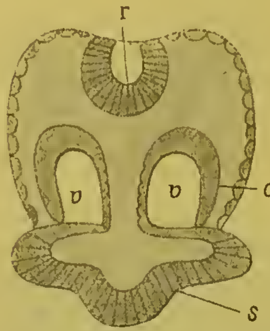


Fig. 697. Festgeheftete Larve von Bugula flabellata im Längsschnitt (nach J. Barrois).

c Coronazellen, *r* Anlage des Polypids (durch Einstülpung des retractilen Scheibenorgans entstanden), *s* untere verdickte Fläche des ausgestülpten Saugnapfs (Adhäsivplatte), *v* Vestibulum.

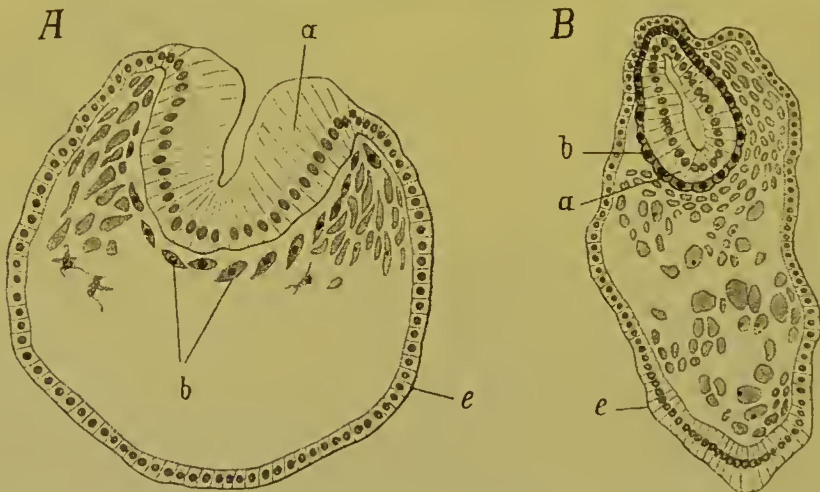


Fig. 698. Zwei Entwicklungsstadien des Primärzoöciums von Bugula calathus (nach Vigelius).

A Einstülpung des retractilen Scheibenorgans zur Bildung der Polypidanlage *a*, *b* Zellen der äusseren Zellschicht des Polypids, *e* Hautepithel.

B etwas älteres Stadium. Die Einstülpung der Polypidanlage hat sich geschlossen. In *A* ist die aus den Larvenorganen hervorgehende degenerirende Masse nicht eingezeichnet.

hervorgeht. Das übrige Füllgewebe scheint zum Theil die somatische Mesodermschicht (das sogenannte Parenchymgewebe) zu liefern, zum Theil geht es mit den durch Degeneration der Larvenorgane entstandenen

Körnchenmassen in die Bildung eines sogenannten braunen Körpers über, welcher mit dem Magenabschnitt des neugebildeten Polypids eine Verbindung eingeht und schliesslich resorbirt wird. Von diesen Vorgängen soll in einem besonderen Abschnitt über die weitere Entwicklung der Polypidanlage die Rede sein (pag. 1215 und 1225).

An der geschilderten Metamorphose der Bugulalarve (und in ganz ähnlicher Weise vollzieht sich die Metamorphose bei den übrigen bisher besprochenen Typen) muss zunächst auffallen, dass der Larvendarm in allen Fällen der Degeneration anheimfällt, und dass der Darm des Primärindividuums sich aus einer ganz selbstständigen Anlage der aboralen Fläche herausbildet. Es erklärt sich aber diese Thatsache aus der den Bryozoen zukommenden und unten (pag. 1225) genauer zu erörternden Fähigkeit, den Darmkanal (resp. das ganze Polypid) im gegebenen Falle rückzubilden und später wieder zu regeneriren. Wir werden deshalb noch nicht genöthigt sein, das Polypid des Primärindividuums als eine durch Knospung von der Larve aus hervorgegangene zweite Person der Bryozoencolonie in Anspruch zu nehmen. Vielmehr fällt die Erzeugung des Primärindividuums aus der Larve noch unter den Begriff der Metamorphose, wenngleich dieselbe durch die weitgehende Rückbildung der Larvenorgane und durch die unscheinbare Gestalt, welche die Anlagen der späteren Körpertheile in der Larve aufweisen, welche nur als Imaginalscheiben-ähnliche Rudimente vorhanden sind, zu einer sehr complicirten wird.

Was die letzteren betrifft, so ist die Anlage des Polypids in der Larve durch das retractile Scheibenorgan repräsentirt. Die Anlage der Endocyste des Primärzoöciums ist zum Theil in der Mantelhöhle, zum Theil in der Saugnapfeinstülpung gelegen. Die Körperwand des Primärindividuums ist demnach in der Larve in eingestülptem Zustande vorhanden, um der Corona als dem Bewegungsorgan der Larve mehr Raum zur Entwicklung zu gewähren.

Während demnach die meisten Theile des Primärzoöciums in der Larve im eingestülpten und anscheinend functionslosen Zustande verharren, muss es auffallen, dass das retractile Scheibenorgan, welches bisher als Anlage des Polypids betrachtet wurde, allem Anscheine nach einer für die Larve wichtigen Function (als Sinnesorgan?) vorsteht. Aus diesem Grunde erscheint uns die oben erwähnte Beobachtung von Prouho (No. 28) bedeutungsvoll, wonach das retractile Scheibenorgan nicht direct in die Anlage des Polypids übergeht, sondern nach seiner Einstülpung einer ähnlichen Degeneration anheimfällt, wie die übrigen Larvenorgane, während an der von demselben früher eingenommenen Stelle eine neue, aus zwei Zellschichten bestehende Anlage, die des Polypids, sich ausbildet.

Die Umstülpung der Corona und die Bildung des Vestibulums, in dessen Wand die Coronazellen, das birnförmige Organ und ein Theil des Saugnapfes aufgenommen werden, um daselbst der Degeneration anheimzufallen, wird uns weniger wunderbar erscheinen, wenn wir bedenken, wie häufig unbrauchbar gewordene Larventheile — statt abgestossen zu werden — durch Einstülpung in das Innere des sich metamorphosirenden Individuums versenkt werden, und daselbst nach erfolgter Degeneration noch als Nährmaterial zur Verwendung kommen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen diese Vorgänge vergleichbar der Bildung des sog. Rückenorgans an den Insektenembryonen und ähnlichen Involutionsvorgängen.

4. Typus der Vesicularinenlarven.

Bei den Larven dieses Typus finden wir die Verlängerung der Coronazellen zum Excess gediehen (Fig. 699). Die ganze Larve gewinnt hierdurch eine langgestreckte Gestalt; das aborale und orale Feld sind äusserst eingeengt; die Ectodermalfurche (*ec*) ist wie beim vorhergehenden Typus zwischen die Zellen der Corona aufgenommen. Ein weiteres Charakteristicum der Larven dieses Typus, welche vor Allem durch die Beobachtungen von Barrois (No. 9) an Serialaria lendigera und von Ostroumoff (No. 26) an Vesicularia bekannt geworden sind, ist die geringe Ausdehnung des retractilen Scheibenorgans (*rs*) und die ungemeine Vertiefung der Mantelhöhle (*m*), welche besonders im hinteren (d. h. der Ectodermalfurche gegenüberliegenden) Abschnitt der Larve soweit gedeiht, dass die Körpermitte überschritten wird. Hinsichtlich des Saugnapfes stimmen die Angaben nicht völlig überein. Nach Barrois ist nur ein functionsloses Rudiment (*s*) desselben erhalten, während Ostroumoff einen nicht sehr ausgedehnten, aber wohlentwickelten Saugnapf beobachtete.

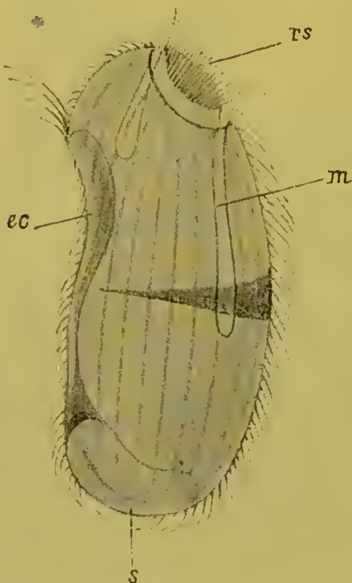


Fig. 699. Larve von Serialaria lendigera (nach Barrois).
rs retractiles Scheibenorgan, *s* Saugnapfrudiment, *ec* vordere Ectodermalfurche, *m* Mantelhöhle.

Dementsprechend sind auch die Angaben über die Metamorphose — die sich im Uebrigen völlig der für Bugula geschilderten anschliesst — getheilt. Während nach Ostroumoff auch hier die Ausstülpung des Saugnapfes die Umwandlung einleitet, vollzieht sich nach Barrois die Fixirung mittelst zweier vom unteren Ende der Ectodermalfurche auswachsender, der Corona zugehöriger Lappen. Ueber die merkwürdige Art der Umstülpung der Corona, bei welcher die langgestreckten Zellen mehrfach abgeknickt werden, vergleiche Barrois No. 8 und 9. Das Polypid soll hier nicht durch Einstülpung sondern durch Abtrennung einer Zellplatte, welche sich später einkrümmt, vom retractilen Scheibenorgan aus angelegt werden (Ostroumoff).

5. Typus der Cyclostomenlarven.

Die Metamorphose der cyclostomen Seebryozoen ist hauptsächlich durch Metschnikoff (No. 21), Barrois (No. 6 und 9) und Ostroumoff (No. 25) bekannt geworden. Die Larven dieses Typus (Fig. 700 *A*) sind ausgezeichnet durch das Vorhandensein einer mächtigen Saugnapfeinstülpung (*s*) und durch den rudimentären Zustand des retractilen Scheibenorgans (*r*), welches als eine wenig markirte Zellanhäufung im Grunde der ausgedehnten Mantelhöhle (*p*) erkennbar ist. Eine weitere Eigenthümlichkeit weist die Corona auf, indem dieselbe hier nicht aus langgestreckten, vom oralen zum aboralen Felde reichenden Zellen, sondern aus zahlreichen kleinen Elementen zusammengesetzt ist. Eine Ectodermalfurche ist an den Larven kaum bemerkbar, doch konnte Barrois (No. 9) eine Andeutung derselben nachweisen.

Die Metamorphose dieser Larven schliesst sich dem allgemeinen Schema an. Auch hier (Fig. 700 *B*) erfolgt zunächst die Ausstülpung des Saugnapfes und die Umwandlung desselben in die Basalplatte (*a*) des Primärzoöciums; hierauf vollzieht sich das Umschlagen des Mantels und das Verwachsen seiner Peripherie mit den Rändern der Basalplatte, wodurch der ringförmige Vestibularraum (*v*) geschlossen wird. Während sodann dies ganze Gebilde der Degeneration anheimfällt, wird das Polypid nicht durch Einstülpung, sondern durch Abspaltung einer Zellplatte (*x*) (OSTROUMOFF) gebildet. Letztere krümmt sich ein und gewinnt einen mesodermalen, von dem Füllgewebe sich herleitenden Überzug. Erwähnenswerth ist die Beobachtung OSTROUMOFF's von dem Auftreten eines mit Endothel ausgekleideten Hohlraums in der Umgebung des sich bildenden Nahrungsschlauches. In dieser Höhle, welche später rückgebildet

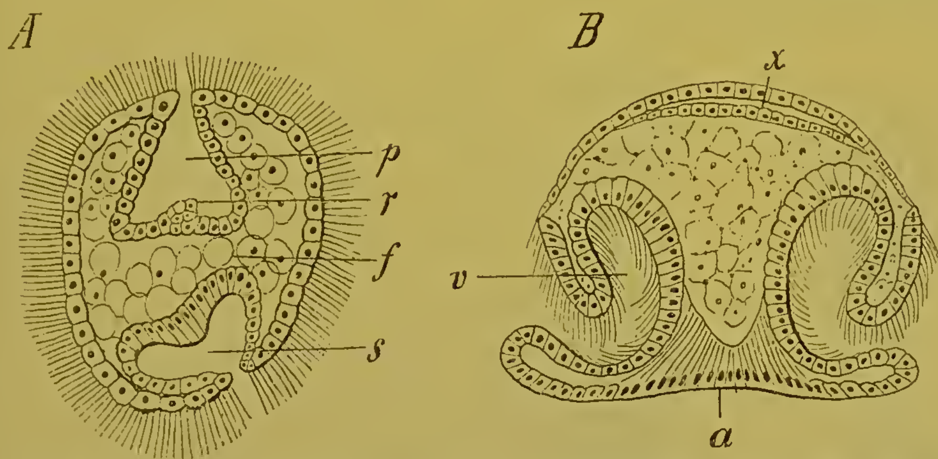


Fig. 700. Zwei Entwicklungsstadien von cyclostomen Seebryozoen im Längsschnitt (nach OSTROUMOFF).

A Längsschnitt durch die Larve von Frondipora.

B Verwandlung von Tubulipora serpens.

a Adhäsivplatte, *f* Füllgewebe, *p* Mantelhöhle, *r* Rudiment des retractilen Scheibenorgans, *s* Saugnapf, *v* Vestibulum, *x* Zellplatte (aus dem retractilen Scheibenorgan hervorgegangene Anlage des Polypids).

wird, haben wir vielleicht das Homologon der mit Endothel ausgekleideten Leibeshöhle der Süsswasserbryozoen zu erblicken.

6. Typus der Phylactolämenlarven.

Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Phylactolämen ist durch METSCHNIKOFF (No. 20), NITSCHE (No. 52), REINHARD (No. 54—56), OSTROUMOFF (No. 53), KOROTNEFF (No. 48) und JULLIEN (No. 47a), vor Allem aber durch die neueren Untersuchungen von DAVENPORT (No. 46a), KRAEPELIN (No. 50) und BRAEM (No. 45a) bekannt geworden. Am besten sind wir über die Entwicklung von Plumatella unterrichtet.

Das Ovarium (Fig. 701 *ov*) stellt eine traubige Wucherung der inneren mesodermalen Schicht der Leibeswand dar, welche sich an der Oralseite des zugehörigen Polypids dicht unter den sogenannten Duplicaturbändern und oberhalb der letzten Tochterknospe vorfindet. Hier wandeln sich einzelne sich vergrössernde Zellen der Mesodermschicht zu jungen Eizellen um, während andere Mesodermzellen sich zu einem

Follikelepithel um die ersteren gruppiren. Stets kommt in jedem Individuum nur ein einziger Embryo zur Entwicklung (Reinhard, Kraepelin). Die Befruchtung und der Anfang der Furchung findet noch in dem Eifollikel statt. Später jedoch gelangt der junge Embryo in einen eigenen, als Uterus fungirenden Brutsack (Oöcium Fig. 701 *x*, 702 *o*), in welchem die weitere Embryonalentwicklung durchlaufen wird. Letzterer (Fig. 701 *x*) ähnelt bei seiner ersten Entstehung sehr einer jungen Polypidknospe und stellt eine zapfenförmige Einstülpung der zweischichtigen Leibeswand dar. Von den beiden Schichten dieser Einstülpung ist die äussere oder mesodermale Schicht dazu bestimmt, den Embryo zu umhüllen, während die innere ectodermale Schicht im Laufe der weiteren Entwicklung des Oöciums eine Rückbildung erleidet. Es war früher einigermaassen zweifelhaft, ob das Oöcium eine von dem primären Eifollikel völlig gesonderte Bildung darstelle. Nach Reinhard sollte es direct aus dem Eierstockepithel hervorgehen. Nach Metschnikoff dagegen sollte das Ei aus dem ursprünglichen Follikel in die Leibeshöhle gelangen, um dann erst secundär von dem Oöcium mittelst einer Duplicatur umwachsen zu werden. Nach Kraepelin und Braem soll sich das Verhältniss in der Weise gestalten, dass die Anlage des Oöciums sich dicht an das im Ovarium befindliche reife Ei andrängt und dasselbe aus dem Eifollikel übernimmt.

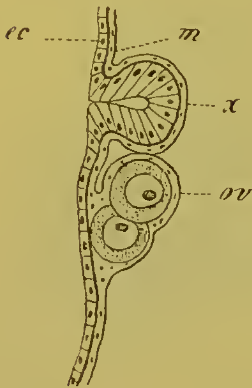


Fig. 701. Schnitt durch ein Stück der Cystidwand von Plumatella ungosa (nach Braem). *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm, *ov* Ovarium, *x* Anlage des Oöciums.

Die Furchung soll nach den Angaben der Autoren eine durchaus regelmässige sein. Allerdings glaubte Kraepelin sich in den ersten Furchungsstadien von gewissen Verschiedenheiten der einzelnen Blastomeren überzeugt zu haben. Frühzeitig tritt im Innern des Embryos eine Furchungshöhle auf und es kommt zur Ausbildung einer Cöloblastula (Fig. 702 *A*, *e*), welche durch eine polare Zelleinwucherung (Fig. 702 *B*) in das Gastrulastadium übergeführt wird. Die Einwucherungsstelle entspricht stets nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Davenport, Braem und Kraepelin jenem Pole des Embryos, welcher der Cystidwand zugekehrt ist. An derselben Stelle sollen in späterer Zeit die ersten Polypidanlagen sich entwickeln, so dass durch dieses Verhalten ein äusserst wichtiger Gegensatz zu den Gymnolämen gegeben erscheint, bei denen, soviel wir wissen, die primäre Polypidanlage stets am aboralen Pole der Larve zur Ausbildung kommt.

Während die einwuchernde Zellmasse das Blastocöl immer mehr und mehr erfüllt, kommt es im Innern derselben zur Ausbildung eines neuen Hohlraumes, welchen wir nach Analogie der übrigen Thierformen als primäre Darmhöhle zu bezeichnen geneigt wären, welcher aber nach dem weiteren Verlauf der Entwicklung nur als Leibeshöhle gedeutet werden darf. Die einwuchernde Zellmasse repräsentirt das Mesoderm, die in derselben sich entwickelnde Höhle das Cölom. Wir finden hier demnach eine Gastrulation, bei welcher das eigentliche Entoderm anscheinend fehlt. Indem die Cölomhöhle sich vergrössert, wird die mesodermale Epithelschicht dicht an das Ectoderm angedrängt, und es kommt auf diese Weise zur Ausbildung eines zweischichtigen, blasenförmigen Embryos (Fig. 702 *C*).

Wir werden dies Stadium nur dann richtig deuten können, wenn wir es mit dem auf das Gastrula-Stadium folgenden Stadium der meisten marinen Ectoprocten vergleichen (Fig. 692 *G*, pag. 1191). Dort geht aus dem primären Entoderm das sog. Füllgewebe hervor, welches das Darmrudiment der Larve repräsentirt, aus dem aber auch wichtige mesodermale Organe des Primärzoöciums entstehen. Bei den Phylactolämen-Embryonen ist dies Gewebe repräsentirt durch die innere Epithelschicht. Wir müssen hier annehmen, dass der Larvendarm eine excessive Reduction erfahren hat, so dass er auch nicht mehr im Rudiment nachweisbar ist, und können mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung diese innere Schicht als Mesoderm, und die von derselben umschlossene centrale Höhle als Cölom in Anspruch nehmen.

Die äussere Zellschicht des Embryos würden wir als das Ectoderm desselben zu bezeichnen haben. Dech darf nicht vergessen werden, dass diese Schicht embryonales, keimungsfähiges Material enthält, aus welchem die später sich entwickelnden Polypidanlagen (und somit auch Entodermmaterial) producirt werden.

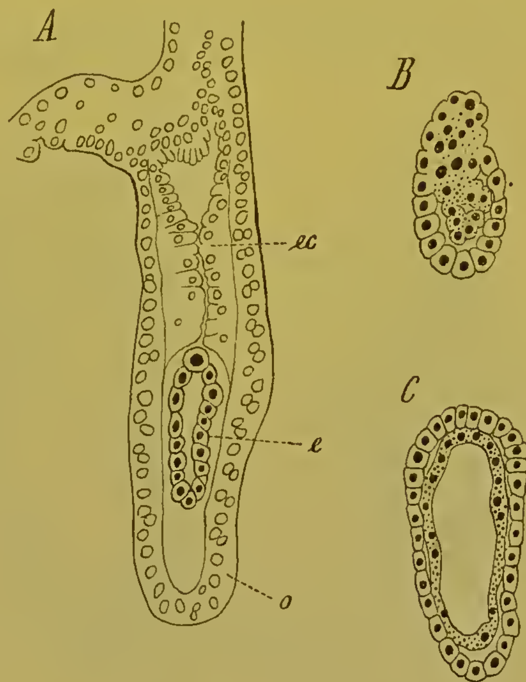


Fig. 702. Drei Stadien der Embryonalentwicklung von Plumatella (nach Kraepelin).
A Blastulastadium im Oöcium.
B Stadium der Einwucherung.
C Zweischichtiges Stadium.
e Embryo im Blastulastadium, *ec* eingestülpter Ectodermtheil des Oöciums (vgl. Fig. 701), *o* Oöcium.

Die nächste Entwicklungserscheinung betrifft die Anlage der ersten zur Ausbildung kommenden Polypide. Die Larven vieler Süsswasserbryozoen (Plumatella, Alcyonella) enthalten beim Ausschwärmen im Innern zwei wohlentwickelte Polypide (Fig. 705 *A*), von denen jedoch stets das eine das ältere primäre, und das andere eine frühzeitig entwickelte Tochterknospe zu sein scheint. Dagegen soll die Larve von Plumatella fruticosa nach Allman nur ein Primärpolypid enthalten, und auch bei Cristatella scheint die zweite Polypidanlage nicht so frühzeitig zur Entwicklung zu kommen, wie bei den obengenannten Formen. Die Polypide (Fig. 703 *p*) entstehen als einfache Einstülpungen der zweischichtigen Wand des Embryos. Die Art und Weise, in welcher sie sich weiter entwickeln, soll unten (pag. 1210 und ff.) genauer geschildert werden. Die ersten Andeutungen der Polypideinstülpungen zeigen sich in der Form einfacher Verdickungen der Leibeswand. Davenport gibt an, dass die Anlage des zweiten Polypids bei Plumatella von der des ersten unabhängig auftritt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse nach Davenport bei Cristatella. Wir werden unten (pag. 1218) sehen, dass die Entstehung jeder neu auftretenden Knospe hier innig an eine ältere Knospe geknüpft ist, und dass das

innere Knospenblatt der Polypide sich von einer unter dem ectodermalen Hautepithel gelegenen Schicht von embryonalem, wucherungsfähigem Gewebe herleitet. Dementsprechend wird auch bei der Polypidanlage in dem Embryo die Ectodermschicht der Polypidanlage von dem umgebenden Ectoderm überwachsen. Das Ectoderm ist an dieser Stelle dann zweischichtig. Die innere Schicht repräsentirt das knospungsfähige Gewebe, von welchem die innere Lage der Polypidanlagen entstammt. Von dieser Schicht entwickelt sich die innere Lage der ersten Polypidanlage, und bald darauf daneben die Einstülpung des zweiten Polypids, welche demnach bei Cristatella mit dem Primärpolypid in directem Zusammenhange steht.

Während die Polypidanlagen zur Entwicklung kommen, tritt bei Plumatella in der Mitte des Embryos eine ringförmige Verwachsung mit der Wand des Oöciums (Fig. 703 *pl*) auf. Es ist dies die bereits von Korotneff erkannte gürtelförmige Placenta, welche den Embryo im Uterussacke suspendirt erhält und die Ernährung des Embryos vermittelt. Bei Cristatella fehlt dieselbe. Hier vollzieht sich die Ernährung des Embryos von dem ectodermalen Zellpfropf aus, welcher den Hals des Oöciums verschliesst und welchem der vordere Pol des Embryos dicht anliegt.

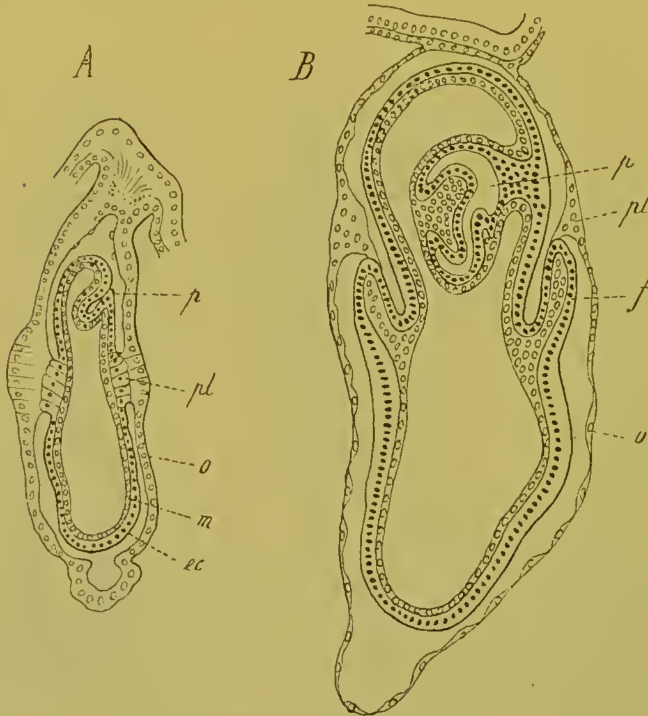


Fig. 703. Zwei spätere Entwicklungsstadien des Embryos von Plumatella (nach Kraepelin).
ec Ectoderm des Embryos, *f* Mantelfalte, *m* Mesodermschicht, *o* Oöcium, *p* Polypidanlage, *pl* Placenta.

In den späteren Stadien entwickelt sich eine als Ringfalte auftretende Duplicatur der Leibeswand (Fig. 703 *B*, *f*), welche die vordere Körperhälfte umschliesst und in welcher wir das Aequivalent der Mantelfalte der übrigen Bryozoenlarven zu erkennen haben. Eine den hinteren Pol einnehmende Ectodermverdickung (Fig. 704 *A*, *x*) wurde von Ostroumoff als rudimentäre Saugnapfanlage in Anspruch genommen, während jene vordere, gewölbte Körperparthie, in welcher die Polypidanlagen auftreten, als Aequivalent des retractilen Scheibenorgans zu deuten ist.

Wenn sich auf diese Weise die Larven der Phylactolämen ungezwungen auf das Schema der marinen Formen beziehen lassen, so ergibt sich eine Schwierigkeit für diese Zurückführung aus dem oben erwähnten Umstande, dass hier die ursprüngliche Gastrulaeinwucherung an dem vorderen Pole stattfinden soll, welcher dem retractilen Scheibenorgan gleichgesetzt wurde. Wir können vorläufig über diese Schwierigkeit, welche sich der Vergleichung der

Larven der Phylactolämen und der Gymnolämen in den Weg stellt, nicht hinwegkommen.

Der Embryo, welcher sich in der geschilderten Weise entwickelt hat, bedeckt sich sodann an seiner äusseren Oberfläche mit Wimpern und schwärmt aus. Nach Kraepelin soll das Ausschwärmen durch die Mündung eines rückgebildeten Polypids (meist desjenigen des Mutterthieres) stattfinden. Braem dagegen glaubt, dass die Höhle des Oöciums sich direct nach aussen eröffne, um das Ausschwärmen zu ermöglichen. Die ausschwärmenden Larven haben eine ovale Gestalt (Fig. 704 *A* und 705 *A*) und sind an der ganzen Oberfläche bewimpert. An ihrem vorderen Pole befindet sich eine Oeffnung, welche in die umfangreiche Mantelhöhle führt, in deren Grunde die beiden Polypidanlagen vorragen.

Die Festsetzung der Larve (Fig. 704 *A*) erfolgt zunächst vermittelst des hinteren Poles (Fig. 705 *A*, *x*), an welchem das Ectoderm eine drüsig veränderte Beschaffenheit aufweist (Saugnapfrudiment von Ostroumoff). Hierauf wird jener Körperfortsatz, welcher die Polypide trägt, aus der Mantelhöhle hervorgestülpt, während gleichzeitig die Manteldupplicatur (*f*)

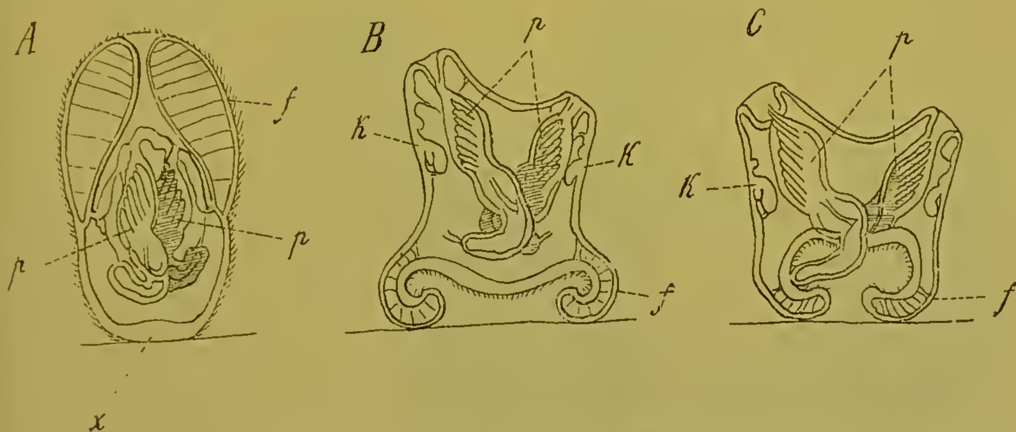


Fig. 704. *A*—*C* Drei aufeinander folgende Stadien der Festsetzung der Larve von Plumatella (nach Braem).
f Mantelfalte (in *B* und *C* nach unten geschlagen), *k* Knospen, *p* die zwei ausgebildeten Polypide, *x* drüsige Parthie am Hinterende, mit welcher sich die erste Anheftung vollzieht.

nach hinten zurückgeschlagen wird (Fig. 704 *B* und 705 *B*). Nun löst sich der hintere Körperpol von seiner Anheftungsstelle los, die Ränder der Manteldupplicatur (*f*) nähern sich bis zur Verschmelzung (Fig. 704 *C*), und es kommt auf diese Weise eine Einstülpung zu Stande, in welche der grösste Theil der äusseren, bewimperten Körperoberfläche der Larve aufgenommen wurde, um daselbst einer fettigen Degeneration anheimzufallen.

Der wesentlichste Unterschied gegenüber der Metamorphose der marinen Formen besteht hier in dem Fehlen der Saugnapfbildung. Es kommt demnach auch keine basale Adhäsivplatte zur Entwicklung. Die ganze Wandung der jungen Colonie geht ausschliesslich aus jenem Theil der Körperwand hervor, welcher in der Larve die Mantelhöhle innen auskleidete. Das Verhalten der Manteldupplicatur dagegen ist hier das gleiche, wie bei den marinen Formen.

IV. Entwicklung des Polypids.

Wir haben noch die Entwicklung des Polypids (d. i. des retractilen Kopfabschnittes des Thieres + dem daran hängenden Darmkanal) genauer zu besprechen. Insoweit es sich um die Metamorphose der Larve und die Entwicklung des Polypids im Primärzoöcium handelt, liegen hauptsächlich die Untersuchungen von Repiachoff (No. 29) an Tendra, von Barrois (No. 9) an Lepralia und die neueren von Prouho (No. 28) an Flustrella vor. Die Entwicklung dieses primären Polypids geht ganz auf die gleiche Weise vor sich, wie die der Polypide in den später zur Entwicklung kommenden Knospen der Colonie oder in jenen Zoöcien, deren Darmkanal und Polypid früher (wie schon pag. 1189 erwähnt wurde) eine Rückbildung erlitten hat und deren Polypid demnach durch Regeneration erneuert werden muss. An letzteren Objecten ist die Entwicklung des Polypids Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen, von denen die von Nitsche (No. 23 und 52), Repiachoff (No. 30), Joliet (No. 17), Haddon (No. 12), Ostroumoff (No. 26) und vor Allem die neueren von Seeliger (No. 37 a), Davenport (No. 11 und 46 a), Braem (No. 45 a), Oka (No. 52 a) und Kraepelin (No. 50) genannt seien. In welcher Weise das Polypid in den Statoblasten zur Ausbildung kommt, ist besonders von Braem (No. 45 a) und Oka (No. 52 a) geschildert worden.

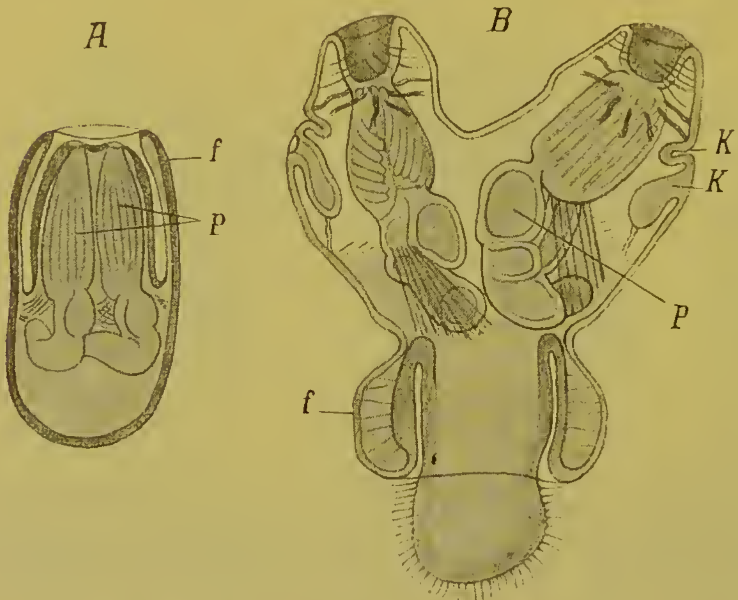


Fig. 705. Zwei Entwicklungsstadien von Alcyonella fungosa (nach Nitsche).

A Ziemlich weit entwickelter Embryo.

B Larve mit zwei Polypiden, im Begriff sich eben festzusetzen, die Mantelfalte *(f)* ist bereits nach hinten umgeschlagen, die Ausstülpungsöffnungen der Polypide sind weit aus einander gerückt und diese letzteren eingezogen.

p die beiden zuerst gebildeten Polypide, *k*, *k'* Knospen weiterer Polypide, *f* Mantelfalte.

Wir haben die Anlage des Polypids in dem Primärzoöcium von Bugula (pag. 1202, Fig. 698 *B*) in der Form eines doppelwandigen Sackes auftreten sehen, dessen innere Zellschicht durch Einstülpung aus dem retractilen Scheibenorgan hervorgegangen sein soll (vgl. dagegen die Angabe von Prouho pag. 1198), während die äussere Schicht wahrscheinlich aus angelagerten Zellen des sogenannten Füllgewebes entstanden ist. Ebenso stellt die erste Anlage des Polypids in den Knospen (*k k'* Fig. 705), in den sich regenerirenden Individuen und in den Statoblasten ein zweischichtiges Säckchen dar, welches

durch Einstülpung einer Stelle der zweischichtigen Leibeswand (Endocyste) entstanden ist. Bei den marinen Bryozoen und bei Alcyonella weist diese Einstülpung von Anfang an ein Lumen auf, welches direct in das Lumen des Polypidsäckchens übergeht. In anderen Fällen, z. B. bei Paludicella (nach Davenport), ist es zunächst eine solide Einwucherung, in deren Innern sich erst secundär ein Lumen etablirt. Stets bleibt das zweischichtige Polypidsäckchen durch einen kürzeren oder längeren Strang mit jener Stelle der Leibeswand, von welcher die Einstülpung ausging, in Verbindung. Dieser Strang (in unserer Fig. 706 *A* und *B* nicht vollständig eingezeichnet), welcher aus dem Hals der ursprünglichen Polypideinstülpung hervorgegangen ist, wird in späteren Stadien wieder durchgängig und stellt dann den Mündungsabschnitt der Tentakelscheide dar (vgl. Fig. 706 *C*, *ts*).

Die äussere Schicht des Polypidsäckchens (Fig. 706 *A*, *a*) steht mit der mesodermalen Schicht der Leibeswand in continuirlichem Zusammenhang und liefert die mesodermalen Theile des Polypids (Auskleidung der Leibeshöhle, die Muscularis, sowie die grösseren Muskelgruppen etc.). Die innere Schicht des Polypidsäckchens (Fig. 706 *A*, *i*) entstammt dem Ectoderm der Leibeswand und liefert das ectodermale Epithel des gesammten Polypids und der Tentakelscheide, das Nervensystem und das innere Epithel des gesammten Verdauungstractes. Wir würden diese Schicht als das Ectoderm des Polypids bezeichnen dürfen, wenn nicht auch das Mitteldarmepithel von derselben seinen Ursprung nehmen würde.

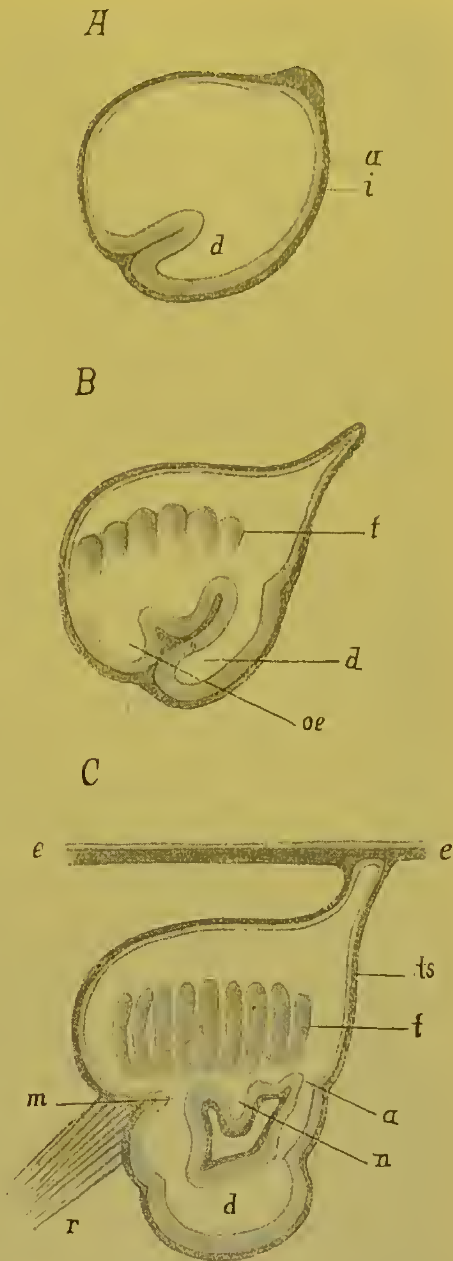


Fig. 706. Schema der Entwicklung des Polypids (Medianschnitt, im Anschlusse an Abbildungen von J. Barrois und Nitsche).

A sackförmige Polypidanlage. Durch eine Einschnürung ist die Sonderung der Mitteldarmanlage *d* gekennzeichnet.

B Entwicklung der Tentakelknospen *t* und der Oesophaguseinstülpung *oe*.

C älteres Entwicklungsstadium in Verbindung mit der Endocyste *e e*.

a äussere, *i* innere Schicht der Polypidanlage, *d* Mitteldarmanlage, *ee* Endocyste, *m* Mund, *n* Einstülpung zur Bildung des Ganglions, *oe* Oesophagus, *r* Retractor, *t* Tentakel, *ts* Tentakelscheide. *a* (in *C*) Anus.

Nach den neueren Untersuchungen von Seeliger, Davenport, Kraepelin, Braem und Oka kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die innere Schicht des doppelwandigen Säckchens durch Einstülpung von der ectodermalen Schicht des Mutterthieres abzuleiten ist, die äussere Schicht dagegen dem Mesoderm desselben ihren Ursprung verdankt. Frühere Beobachter hatten zum Theil die ganze Knospe von dem Ectoderm des Mutter-

thieres abgeleitet (so Nitsche, Ehlers und Claparède), während Haddon alle drei Keimblätter des Mutterthieres an der Bildung der Knospe participiren liess. Nach Joliet (No. 17) dagegen sollte die erste Anlage des Polypids bei Eucratea ausschliesslich aus dem Funiculargewebe (Endosarc) hervorgehen, also aus einer Schicht, welche wir als dem Mesoderm zugehörig auffassen. Die erste Anlage des Polypids sollte in einem Häufchen ganz gleichartiger Zellen bestehen, welche sich erst secundär in zwei Schichten anordnen, indem die im Innern gelegenen Zellen epithelialen Charakter gewinnen und sich um eine centrale Höhle orientiren, während die oberflächlichen Zellen die äussere Schicht liefern.

Die erste Veränderung, welche sich an dem zweischichtigen Polypidsäckchen bemerkbar macht, besteht in der Abtrennung eines divertikelähnlichen Anhanges (Fig. 706 *A*, *d*, 709 *B*, *d*), in welchem die erste Anlage des Darmkanales und zwar speciell die des Magens und Enddarmes gegeben ist. Die Abtrennung dieses Anhanges ist im Wesentlichen auf eine von beiden Seiten her wirkende Einschnürung oder Einfaltung der Wand des ursprünglichen Säckchens zurückzuführen. Dementsprechend steht das Lumen der Darmanlage anfangs noch in ihrer ganzen Länge durch einen engen Spalt mit dem Lumen des übrigen Säckchens in Communication. Erst nach vollendeter Abschnürung wird dieser Spalt verschlossen. Es erhält sich dann nur mehr die Communication an dem oberen Ende des Divertikels, aus welcher die Afteröffnung (Fig. 706 *C*, *a*) hervorgeht. Hierauf entwickelt sich in den folgenden Stadien eine zweite Aussackung (Fig. 706 *B*, *oe*) an der entgegengesetzten (abneuralen oder oralen) Seite des Polypidsäckchens, welche dem blinden Ende des erstgebildeten Divertikels entgegenrückt und mit demselben verschmilzt (Fig. 706 *C*). Es ist die Anlage des Oesophagus. Nachdem an der Berührungsstelle der beiden Divertikel ein Durchbruch stattgefunden hat, ist der Darmkanal in der Hauptsache vollendet. Erst später kommt der sogenannte Magenblindsack zur Ausbildung.

Die hier gegebene Schilderung der Entwicklung des Darmkanals stützt sich auf die übereinstimmenden Angaben von Barrois (No. 9), Prouho (No. 28), Braem (No. 45 a), Davenport (No. 11 und 46 a) und Kraepelin (No. 50). Eine Modification dieses Processes wurde von Nitsche (No. 23) für Alcyonella und Flustra membranacea und neuerdings von Ostroumoff (No. 26) angegeben, indem die Abschnürung des Darms durch Bildung einer von rechts und links in das Innere der sackförmigen Polypidanlage vorwachsenden Einstülpung vor sich gehen soll. Die beiden Einstülpungen erreichen sich in der Medianebene und verwachsen. Die vor und hinter dieser Verwachsung frei bleibenden Communicationen werden zur Mundöffnung und Afteröffnung. „Man muss sich den Vorgang ähnlich denken, wie wenn man einen zweischichtigen hohlen Gummiball in beide Hände nähme und nun mit dem Finger jederseits so lange drückte, bis sich die beiden Fingerspitzen, getrennt durch die vierfachen Wandungen des Balles gegen einander legten.“ Hier würde demnach der Oesophagus seine Entstehung keiner selbstständigen Anlage verdanken. Eine ähnliche Entstehung des Darmkanals hat Seeliger an den Knospen von Bugula beobachtet. Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass die beiden gegenüberstehenden Typen der Darmentwicklung nicht in fundamentalen Gegensatz zu bringen sind; in beiden Fällen vollzieht eine von den beiden Seiten vordringende Einschnürung die Sonderung des Darmkanals vom Atrium. Es muss als nebensächlich betrachtet werden, ob dieselbe mit oder ohne vollständige Durchschnürung der Oesophagus-Anlage einhergeht, so dass wir uns wohl denken können, dass selbst bei nahe ver-

wandten Formen im einen Falle der eine, im anderen der zweite Typus der Knospenentwicklung sich findet.

Dagegen soll nach Oka (No. 52 a) bei Pectinatella (sowohl in den Statoblasten, als auch in den Knospen) das zuerst gebildete Divertikel die gemeinsame Anlage des Oesophagus und Magens darstellen, so dass hier die Mundöffnung zuerst gebildet erscheint. Das Intestinum soll hier als Blindsack aus dem Magen hervorwachsen und sich gegen das Atrium (den oberen Hohlraum) eröffnen, wodurch die Afteröffnung gebildet erscheint.

Die Entstehung des Ganglions ist auf eine Einstülpung zurückzuführen, welche sich im Grunde des als Atrium zu bezeichnenden oberen Hohlraums zwischen Mund- und Afteröffnung einsenkt (Fig. 706 *C*, *n*). Aus dem Lumen dieser Einstülpung geht die definitive Gehirnhöhle hervor. Nach vollständiger Abschnürung der Ganglionanlage entsteht an derselben (nach Braem) jederseits ein ohrförmiges Divertikel, welches die Anlage der Lophophornerven darstellt. Jedes dieser Divertikel wächst in einen nach hinten in den entsprechenden Lophophorarm sich erstreckenden, und in einen vorderen, den Schlund umgreifenden Nerven aus.

Der obere, nach Abtrennung der Darmanlage übrigbleibende Hohlraum des primären Säckchens wird als Atrium (Fig. 709 *B*, *at*) oder Hohlraum der Tentakelscheide bezeichnet. Seine Wände wandeln sich grösstentheils in die Tentakelscheide um. Frühzeitig kommen im Grunde dieses Hohlraumes die Anlagen des Lophophors und der Tentakel (Fig. 706 *B*, *t*) zur Entwicklung. Die erste Anlage des Lophophors stellt sich als ein in das Innere des Atriums vorspringender Wulst dar, welcher die Mundöffnung halbmondförmig umgibt. Bei den Gymnolämen schliesst sich dieser Wulst vor der Afteröffnung zu einem die Tentakel tragenden Ringe. Dem nach innen vorspringenden Wulste des Lophophors entspricht an der Aussenseite des Polypidsäckchens eine Rinne, welche sich bald zu einem geschlossenen Kanale umwandelt. Es ist dies der sogenannte Ringkanal, der als eine abgeschnürte Parthie der Leibeshöhle zu betrachten ist. Die Tentakel entstehen als handschuhfingerförmige Auswüchse des Lophophors. Sie stehen bei den Gymnolämen zunächst in zwei Reihen zu beiden Seiten des Körpers (Davenport, Prouho). Erst später treten die beiden Reihen durch die Entwicklung der vor dem Munde gelegenen Tentakelknospen unter einander in Verbindung, während die zuletzt entstehenden Tentakel an der Analseite den Ring zum Abschlusse bringen.

Bei den Phylactolämen wachsen die hinteren Enden der halbmondförmigen Lophophoranlage zu mächtigen, in das Innere des Atriums vorspringenden, handschuhfingerförmigen Einstülpungen (Fig. 709 *C*, *l*) aus. Es sind dies die Anlagen der beiden Lophophorarme. Die im Innern dieser Fortsätze befindlichen Höhlen (Lophophorhöhlen) sind als ein Theil der Leibeshöhle aufzufassen. Sie communiciren unter einander durch den den Schlund umgreifenden, halbzirkelförmigen Ringkanal. An der Analseite sollen sie nach Braem durch den sogenannten Gabelkanal in Verbindung stehen, so dass auch hier das System der Lophophorhöhle einen den Schlund umgreifenden Ring darstellen würde. Allerdings hat dieser Gabelkanal von anderer Seite (Cori) eine andere Deutung erfahren. Bei den Phylactolämen entstehen zunächst die oralwärts befindlichen Tentakel, sodann die sich an der Aussenseite der Lophophorarme anschliessenden, so dass die Tentakelbildung an der Aussenseite bis zur Spitze der Arme fortschreitet. Sodann treten die Tentakelknospen an der Innenseite der Arme auf. Hier entwickeln sie sich jedoch von der

Spitze gegen die Basis zu, so dass die Tentakeln in der Medianparthie über dem Epistom, welche dem sogenannten Gabelkanal aufsitzen, zuletzt gebildet werden.

Das Epistom entsteht als eine faltenförmige Erhebung analwärts von der Mundöffnung, in welche sich eine nach oben gerichtete Ausstülpung der Leibeshöhle, die sogenannte Epistomhöhle, fortsetzt. Es muss erwähnt werden, dass mehrere Autoren (Seeliger u. A.) das Vorhandensein einer rudimentären Epistomanlage bei Gymnolämen anführen.

Aus der äusseren oder mesodermalen Schicht der Polypidanlage gehen hervor: der peritoneale Ueberzug des Darmkanals, die Muskelschicht des Darmes, ferner ein Theil der Körpermuskeln, vor Allem die Retractoren. Die Entwicklung der letzteren ist hauptsächlich von Braem und Davenport studiert worden und vollzieht sich in der Weise, dass sich am Knospenhalse Gruppen von Mesodermzellen absondern, welche einerseits ihren Ansatzpunkt am Polypid, andererseits an der Cystidwand finden. Ursprünglich setzen sich diese Anlagen der Retractoren an einen Punkt der Cystidwand an, welcher ganz nahe am Knospenhalse gelegen ist. Erst später rückt dieser Ansatzpunkt der Retractoren mit dem ferneren Auswachsen der Cystidwand weiter von der Mündungsstelle der Polypidanlage ab.

Bei den Phylactolämen ist die äussere Mesodermlage der Polypidknospe auch wesentlich an der Ausbildung des Funiculus betheiligt, von der wir unten (pag. 1221) zu sprechen haben werden. Wahrscheinlich ist auch die Entwicklung der Nephridien der Phylactolämen, deren Vorhandensein von Verworn und Cori behauptet und neuerdings von Blochmann bestätigt wurde, während Braem und Kraepelin die Anwesenheit dieser Organe in Abrede stellen, auf diese Körperschicht zurückzuführen.

Wie sich aus der obigen Schilderung ergibt, liefert das innere Blatt der zweischichtigen Polypidanlage die ectodermale Epithelschicht des Polypids und ausserdem noch die innere epitheliale Auskleidung des Darmkanals, somit auch jene Theile, welche wir sonst dem Entoderm zuzurechnen pflegen. Aus der äusseren Schicht der Polypidanlage gehen die mesodermalen Gebilde (das splanchnische Blatt des Mesoderms, die Muskelzüge, die innere Auskleidung der Tentakelhöhlen etc.) hervor.

Wenn die oben geschilderten Organanlagen zur vollen Entwicklung gekommen sind, bricht die Höhlung der Polypidanlage nach aussen durch, worauf der vordere Abschnitt des Polypids mit der Tentakelkrone nach aussen vorgestreckt und entfaltet werden kann.

Es muss als sehr auffällig erscheinen, dass nach diesen Angaben das gesammte Innenepithel des Darmkanals (sowohl jene Theile, welche man gewöhnlich vom Ectoderm ableitet, als die entodermalen Antheile) aus ein und derselben Anlage, der inneren Schicht der sackförmigen Polypidanlage, hervorgehen. Jene Schicht konnten wir an dem Primärzoöcium von Bugula durch Einstülpung von dem Ectoderm der Larve ableiten und ebenso lässt sie sich in der Polypidanlage der Knospen und der sich regenerirenden Individuen auf das Ectoderm des Cystids zurückführen. Wir würden demnach hier zur Annahme gedrängt, dass der gesammte Darmkanal dem Ectoderm entstammt.

Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, für einen mittleren (entodermalen) Theil des Darmkanals eine andere Art der Entstehung zu supponiren. Einen Anhalt hierfür bot vor Allem die von Repiachoff (No. 30)

gewürdigte constante Verbindung, welche die Darmanlage des Polypids in späteren Stadien mit dem sog. braunen Körper eingeht. Im Primärzoöcium enthält der braune Körper die durch Degeneration der Larvenorgane und des Füllgewebes entstandenen Massen, während die in den rückgebildeten Zoöcien der Colonie befindlichen, von einer eigenen, zelligen Hülle umschlossenen, braunen Körper als Reste des degenerirten Polypids aufzufassen sind. Die Darmanlage des neu gebildeten Polypids ist ursprünglich durch Stränge des Funiculargewebes mit dem braunen Körper verbunden, legt sich später dicht an denselben an, und soll ihn schliesslich umwachsen und in das Innere der Darmhöhle aufnehmen. Die letzten Reste des braunen Körpers sollen dann durch die Afteröffnung des neugebildeten Polypids nach aussen ausgeworfen werden. Bei dieser Umwachsung soll nach Ostroumoff (No. 26) die Epithelschicht des Magenblindsackes von Zellen des braunen Körpers geliefert werden. Eine gewisse Schwierigkeit erwächst für diese Annahme aus der Entwicklung des Darmes in den jungen Knospen, in denen kein brauner Körper vorhanden ist. Doch glaubt Ostroumoff diese Schwierigkeiten durch den Hinweis auf die Beziehungen, welche das Funiculargewebe zwischen dem Mutterzoöcium und der Knospe herstellt, sowie durch die Annahme, dass auf diesem Wege entodermale Zellmassen vom mütterlichen Individuum in die Knospe wandern, beheben zu können. In diesem Punkte berühren sich die Annahmen Ostroumoff's mit denen Haddon's, welcher an der Bildung der Knospen sämmtliche drei Keimblätter des Mutterzoöciums theilnehmen lässt, so wie auch in gewissem Sinne die Beobachtungen Joliet's hierher zu zählen sind. Nach Joliet (No. 17) entsteht der Darmkanal des sich entwickelnden Polypids nicht aus der Innenschicht der zweiblättrigen, sackförmigen Polypidanlage, sondern aus einem abgesonderten Zellhaufen, der der Aussenschicht der Polypidanlage entstammt. Es würde dann die Innenschicht der Polypidanlage nur die ectodermalen Theile des Polypids liefern, während die Aussenschicht derselben die mesodermalen und entodermalen Parthien enthalten würde. Auf jeden Fall würde der Darmkanal (Mitteldarm) nach Joliet eine von den ectodermalen Anlagen gesonderte Entstehung nehmen. Die neuesten Untersuchungen bestätigen die Ansicht, dass der gesammte Darm des Polypids von der Innenschichte der doppelwandigen Anlage entstammt, doch weicht Prouho von der oben geschilderten, auf die Angaben der neueren Autoren gestützten Darstellung insofern ab, als er in einem Häufchen unregelmässig angeordneter Zellen, welche dem Ende des Divertikels *d* in unserer Fig. 706 aufsitzen, die Anlage des Mitteldarms erblickt, während aus jenem Divertikel ausschliesslich der Enddarm hervorgehen soll. Nach Prouho soll sich allerdings dieses Zellhäufchen von dem erwähnten Divertikel herleiten, aber es lässt sich nicht leugnen, dass diese Angabe geeignet ist, den lange genährten Zweifeln über die gleichartige Abstammung von Vorder-, Mittel- und Enddarm des Polypids neue Nahrung zuzuführen.

V. Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Ectoprocten.

A. Knospung.

Die Colonien der Bryozoen gehen aus dem Primärindividuum durch fortgesetzte Knospung hervor. Die Gesetze der Knospung sind von Nitsche (No. 23 und 52) und neuerdings von Braem (No. 45a) und Davenport (No. 11 und 46a) eingehender studiert worden. Nach der Richtung, welche die Knospen bei ihrem Hervorwachsen einhalten, können wir meist zwei Arten von Knospen unterscheiden: 1) solche, welche in

derselben Richtung fortwachsen, welche das Muttercystid inne hatte; diese Knospen dienen zur directen Verlängerung des Astes oder Zweiges, welchem das Mutterthier angehört; 2) solche, welche bei ihrem Hervorwachsen aus dem Muttercystid eine neue Richtung einschlagen und daher zur Bildung neuer Verzweigungen Anlass geben. In vielen Fällen wachsen die neu sich bildenden Aeste seitlich hervor. Die Knospen der zweiten Art sind dann Lateralknospen, während die Fortführung der Aeste durch Medianknospen besorgt wird, d. h. durch Individuen, welche dieselbe Medianebene innehalten, wie das Mutterthier. Doch muss erwähnt werden, dass in manchen Fällen auch Medianknospen zur Entwicklung neuer Aeste Anlass geben können, indem sie zwar dieselbe Medianebene einhalten, wie das Mutterthier, aber innerhalb derselben eine neue Richtung einschlagen.

Die Entwicklung der Knospen und die dadurch bedingte Verästelung des Stockes geht bei den einzelnen Bryozoen-Formen nach bestimmten Gesetzen vor sich, für welche man schon seit längerer Zeit gewisse Formeln als graphischen Ausdruck anzuwenden pflegt. Man vergleiche hinsichtlich dieser Wachsthumsgesetze der Colonie, auf die wir uns hier im Detail nicht einlassen können, vor Allem die neueren Mittheilungen DAVENPORT's (No. 11). Für Plumatella hat BRAEM eine in gleicher Weise für das Wachsthum der übrigen Phylactolämen gültige Formel aufgestellt:



wobei jedesmal Mutter und Tochter je durch ein ⌐ verbunden sind. Durch Vergleich mit Fig. 707 wird die Bedeutung dieser Formel verständlich werden. Das Primärindividium A hat durch Knospung die Individuen B, B^1, B^2 hervorgehen lassen, B seinerseits hat C und C^1 erzeugt u. s. f. . Die Individuen A, B, C, D, die durch die erstmalige Theilung jedesmal entstandenen sogenannten Hauptknospen, dienen zur Fortführung des Hauptstammes in centrifugaler Richtung, während die Zwischenknospen B^1 B^2 B^3 etc. sich zwischen die älteste Knospe B und die Mutter A einschalten und zur secundären Verästelung des Stammes dienen. Während in der Reihenfolge der Hauptknospen das distale Individuum, welches die Spitze des Astes bezeichnet, das jüngste ist (in unserem Falle G), zeigen die Zwischenknospen B^1 B^2 B^3 die umgekehrte Reihenfolge, indem die jüngstgebildete (B^3) dem Mutterindividuum A am nächsten gelegen ist.

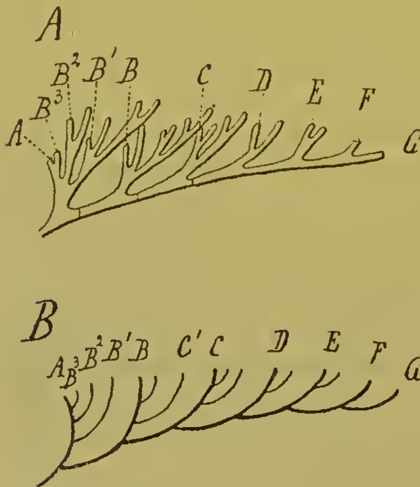


Fig. 707. *A* Zweig von Plumatella fruticosa (nach BRAEM). *B* Schema der Verästelung bei derselben Form.

Vielfach ist die Zahl der Knospen, welche jedes Individuum zu produciren im Stande ist, eine beschränkte. So werden z. B. bei Cristatella in der Regel nur zwei Knospen producirt, von denen die ältere eine Lateralknospe, die jüngere eine Medianknospe darstellt. Bei Paludicella dagegen ist jedes Individuum in der Lage, eine Medianknospe und zwei Lateralknospen zu produciren u. s. f.

Der verschiedenartige Habitus der Bryozoenstöcke ist von der Beschaffenheit der Cystidwand, welche durch stärkere Chitinisirung oder Einlagerung von Kalksalzen starrer werden oder andererseits eine mehr weichhäutige (Cristatella), ja gelatinöse Beschaffenheit (Alcyonidium, Flustrella) gewinnen kann, und von der mehr oder weniger dichten Aneinanderlagerung der einzelnen Verzweigungen abhängig. Behalten die letzteren ihre Selbstständigkeit bei, so entstehen moosähnliche, dentritisch verästelte Colonien. Durch so dichte Aneinanderlagerung der einzelnen Zweige in einer Fläche, dass die benachbarten Zweige mit einander verwachsen, kommt es zur Entwicklung von blatt- oder fächerförmigen sowie krustenbildenden Colonien, während ein dichtes Aneinanderdrängen der Verzweigungen in verschiedenen Raumrichtungen zur Ausbildung von fungösen Formen (Alcyonella) führt. Am Weitesten ist die Verschmelzung der einzelnen Cystide unter einander bei Cristatella gediehen, bei welcher nur mehr durch die vom Rande der Colonie einwachsenden Mesodermsepten die ursprüngliche Trennung der einzelnen Zweige angedeutet erscheint.

Die jüngsten neuproducirten Knospen sitzen in der Regel an der Spitze der Zweige. Bei den flächenhaften Colonien repräsentirt daher der Rand der Colonie die Knospungszone, von welcher die Weiterbildung der Colonie ausgeht. In gleicher Weise sitzen bei Cristatella die jüngsten in Bildung begriffenen Individuen an dem Rande der Colonie (Fig. 708 *kz*), während die ältesten (*dp*) im Centrum derselben sich vorfinden.

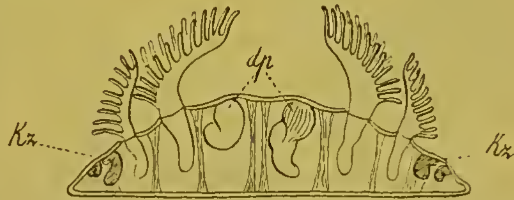


Fig. 708. Querschnitt durch eine Colonie von Cristatella (nach Braem). *dp* älteste Polypide der Colonie, in Rückbildung begriffen, *kz* Knospungszone.

Braem hat bereits auf einen wichtigen Unterschied in den Beziehungen der Knospe zum Mutterthier hingewiesen, welcher zwischen den Phylactolämen und Gymnolämen vorherrscht. Die Phylactolämencolonie ist derart angelegt, dass jedes Individuum seine Oralseite gegen das distale Ende des Zweiges, welchem es angehört, gerichtet hat. Die jüngeren Individuen knospen daher hier an der Oralseite der älteren (Fig. 708). Bei den Gymnolämen dagegen sind die Individuen umgekehrt orientirt. Hier entsteht jede neuauftretende Knospe an der Analseite des Mutterindividuums (vgl. Fig. 710). Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich zwischen beiden Gruppen in Bezug auf die Orientirung der einzelnen Individuen zur Unterlage. Bei den Phylactolämen wenden die Individuen im zurückgezogenen Zustande der Unterlage ihre Oralseite zu, während bei den Gymnolämen dasselbe mit der Analseite der Fall ist. Die Versuche von Braem und Davenport, die obenerwähnten Unterschiede in den Lagerungsbeziehungen der Knospen zum Mutterthier bei Gymnolämen und Phylactolämen auf ein einheitliches Schema zurückzuführen, scheinen uns nicht ganz unanfechtbar.

Braem supponirt bei Gymnolämen ein rückgebildetes Primärindividuum, welches dem Distalende (der Spitze) des Stammes entsprechen soll. Durch diese Annahme werden die Hauptknospen der Gymnolämen mit den Zwischenknospen der Phylactolämen in Uebereinstimmung gebracht. Nach Davenport dagegen soll in beiden Fällen, sowohl bei Phylactolämen als bei Gymnolämen, jede Knospe ihre Analseite jener wucherungsfähigen Keimzone

zuwenden, von welcher sie den Ausgang genommen hat. Bei den Gymnolämen soll diese Keimzone an der Spitze des Stammes, also distalwärts, bei den Phylactolämen dagegen proximalwärts gelegen sein. Uns scheint, dass gerade hinsichtlich der Lage der Keimzone zwischen Gymnolämen und Phylactolämen kein principieller Unterschied vorherrscht, da in beiden Fällen die jüngsten Knospen distalwärts, also am Rande der Colonie, erscheinen. Daher muss in beiden Fällen die wucherungsfähige Keimzone die gleiche Lage haben.

Es wurde bereits von Nitsche (No. 52) darauf hingewiesen, dass bei den Ectoprocten zwei gesonderte Typen der Knospung vorkommen, durch welche sich auch die Gymnolämen und Phylactolämen gegenüberstehen. Bei den ersteren ist der Typus der Knospung mit vorauseilendem Cystid verbreitet. Hier entsteht zunächst das Cystid der Knospe als ein Auswuchs oder Divertikel des mütterlichen Cystids (Fig. 710), und erst, nachdem dasselbe eine gewisse Grösse und Selbstständigkeit erlangt hat, wird an ihm die erste Anlage des Polypids (*p*) als zweischichtige Einstülpung der Cystidwand bemerkbar. Bei den Phylactolämen dagegen wird zunächst das Polypid der Knospe angelegt, und zwar in unmittelbarer Nähe des mütterlichen Polypids, als dessen directer Abkömmling es sich darstellt (Fig. 709). Erst später rückt es von dem mütterlichen Polypid weiter ab, indem neugebildete Theile der Cystidwand sich zwischen beiden einschieben. Es ist dies der Typus der Knospung mit voraneilendem Polypid.

Nicht immer stellt sich das Cystid der Knospe als directer Auswuchs des mütterlichen Cystids dar, sondern es kann die Knospung durch besondere basale Ausbreitungen (Stolonen) vermittelt werden, wie dies beispielsweise von Ostroumoff (No. 25) für die cyclostomen Bryozoen nachgewiesen wurde und für eine Reihe von Ctenostomen (die Gruppe der Stolonifera) bekannt ist.

Es scheint, dass bei sämmtlichen Bryozoen die Knospung stets nur von ganz bestimmten Stellen des mütterlichen Körpers ausgeht, an denen sich die ursprüngliche Regenerationsfähigkeit erhalten hat. Bei den Phylactolämen, bei denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung den Typus der Knospung mit voraneilendem Polypid einhält, ist die Entstehung einer neuen Polypidanlage stets — wie dies von Hatschek zuerst beobachtet und neuerdings von Braem und Davenport genauer erkannt wurde — an eine schon vorhandene Polypidanlage gebunden (Fig. 709). Während das mütterliche Polypid, welches ursprünglich eine zweischichtige Einstülpung der Körperwand darstellt, in der oben geschilderten Weise zur Entwicklung kommt (Fig. 709 *A*, *a*) zeigt sich vielfach an dem Halse dieser Einstülpung ein oralwärts sich erhebender Auswuchs: die Anlage der Tochterknospe (*b*). Während beide Polypidanlagen sich immer mehr entwickeln, schnüren sie sich schärfer von einander ab (Fig. 709 *B*), und schliesslich rücken sie vollständig aus einander, wobei (nach Braem) ein Theil des wucherungsfähigen Gewebes des Knospenhalses zur Ausbildung der anliegenden Theile der Cystidwand aufgebraucht wird. Schon Nitsche hat diese Form der Entstehung einer Polypidanlage von einer anderen aus beobachtet und die betreffenden Stadien als Doppelknospe bezeichnet. Bei Plumatella sowohl als bei Cristatella wird die erste an jedem Polypid zur Ausbildung kommende Knospe (*B*, *C* unseres Schemas Fig. 707) nach dem Typus der Doppelknospe erzeugt. Die später sich bildenden Knospen (B^1, B^2, C^1 etc. unseres Schemas) bilden sich nach einem anderen Typus, welcher jedoch nicht

wesentlich verschieden ist. Hier entsteht die Knospenanlage (Fig. 709 *C*, *b*) in der Cystidwand selbst an der Oralseite der mütterlichen Polypidanlage; doch hängt die junge Knospenanlage von Anfang an mit dem wucherungsfähigen Gewebe des Knospenhalses der mütterlichen Polypidanlage direct zusammen, so dass auch hier der Zusammenhang jeder neuentstehenden Polypidanlage mit einer älteren zu erkennen ist. Man sieht hier auf das Deutlichste, dass die Knospung auf einen Theilungsprocess zurückzuführen ist. Jedes neuentstehende Individuum schnürt sich von einem älteren, schon vorhandenen ab, so dass sich schliesslich alle Individuen der Colonie von dem ersten, aus dem Embryo hervorgegangenen Individuum ableiten lassen.

Hinsichtlich der Ausbildung der Cystidwand bei den Phylactolämen sind die Ansichten noch getheilt. Während Braem geneigt ist, die Cystidwand ausschliesslich aus dem wucherungsfähigen Gewebe des Knospenhalses hervorgehen zu lassen, nimmt Davenport wenigstens für die Randparthien der Colonie von Cristatella ein selbstständiges Wachsthum der Cystidwand an.

Die zuletzt geschilderte Art der Knospung, bei welcher die Polypidanlage von dem ersten Anfange an bereits eine gewisse Selbstständigkeit aufweist, bildet den Uebergang zum Typus der Knospung mit voraneilendem Cystid, wie derselbe bei den Gymnolämen vielfach verbreitet ist. Unsere Fig. 710 zeigt die Entstehung neuer Individuen an der Spitze der Zweige von Paludicella nach Davenport. Hier ist der Scheitel des Aestchens von regenerationsfähigem Gewebe (*d*) eingenommen, welches durch Wachsthumsprocesse zunächst das Cystid des neuangelegten Individuums hervorgehen lässt. Während die Wand dieses neugebildeten Cystids im Allgemeinen jene histologischen Umbildungen erleidet, durch welche sie den Charakter der ausgebildeten Form gewinnt, behält das Gewebe an einer bestimmten Stelle seinen embryonalen Charakter und seine Regenerationsfähigkeit bei, und an dieser Stelle entsteht die Poly-

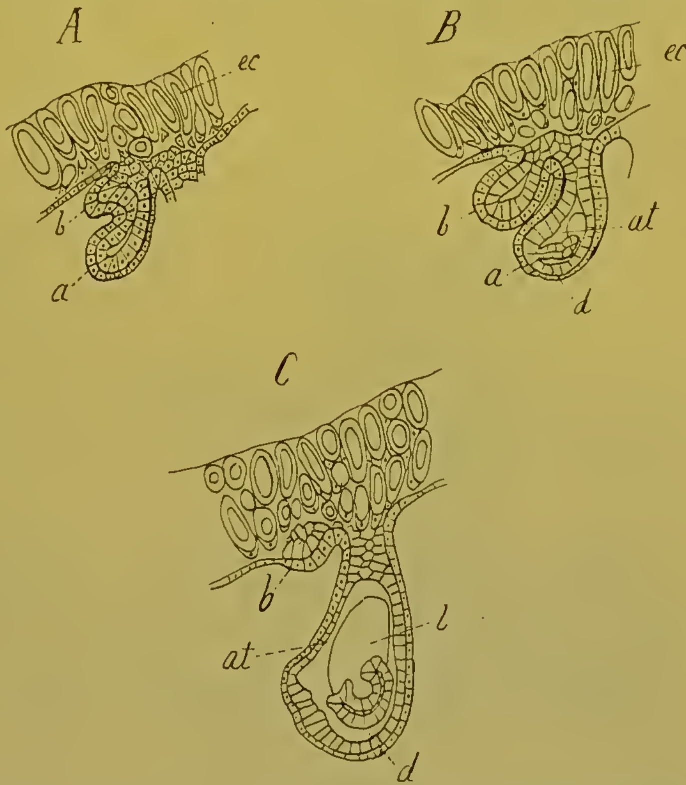


Fig. 709. *A* und *B* Zwei Entwicklungsstadien der Lateralknospen von Cristatella, *C* Entwicklung der Medianknospe derselben Form (nach Braem).
a Mutterpolypid (noch selbst in Entwicklung begriffen), *b* die daran zur Ausbildung kommende Knospe, *at* Atrium, *d* Darmanlage, *ec* Ectoderm, *l* Anlage der Lophophorarme.

pidanlage (*p*). Zwei zu den Seiten derselben erhalten bleibende Inseln von wucherungsfähigem Gewebe stellen jene Parthien der Cystidwand dar, von welchen später die Entstehung der Lateralknospen ihren Ausgang nimmt.

Es wurde schon von Nitsche (No. 23) und neuerdings von Pergens (No. 27) darauf hingewiesen, dass die ältesten Individuen der Bryozoencolonie, vor Allem das aus der Larve hervorgegangene Primärzoöcium in manchen Fällen sich von den übrigen, normalen Zoöcien sowohl hinsichtlich der Gestalt und Grösse als auch hinsichtlich der Knospungsverhältnisse unterscheiden. So fand Nitsche, dass die primären Zoöcien von Flustra membranacea den Zoöcien von Membranipora ungemein ähnlich sind und sich hinsichtlich der Knospung den von Schneider (No. 5) beschriebenen Verhältnissen am Primärzoöcium von Membranipora pilosa ähnlich verhalten, d. h. es treten hier multiple Knospen auf, während im Allgemeinen jedes Zoöcium von Flustra membranacea nur eine Knospe an seinem distalen Ende erzeugt. Ebenso fand Pergens, dass das

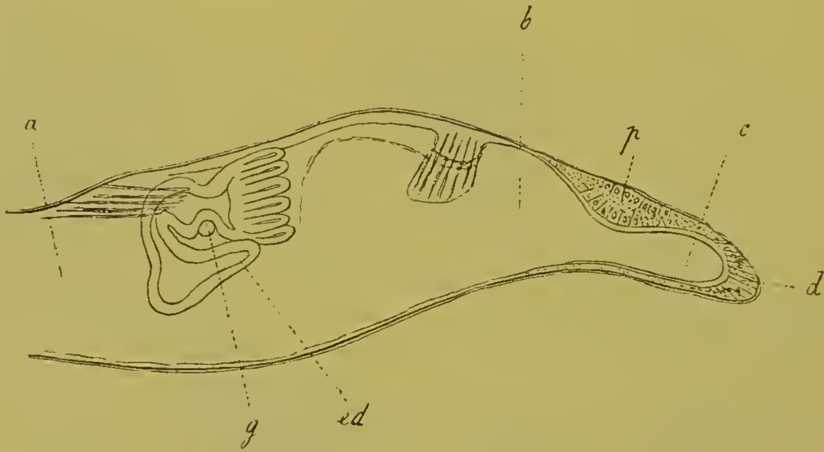


Fig. 710. Knospung bei Paludicella ehrenbergii (nach Davenport). Medianschnitt durch die fortwachsende Spitze eines Zweiges.

a b Region des Zweiges, welche zu dem distalsten noch ausgebildeten Polypid gehört, *b c* Region der neuauftretenden Polypidknospe *p c d* Region des weiterwachsenden wucherungsfähigen Gewebes an der Spitze des Zweiges.

d wucherungsfähiges Gewebe, *ed* Enddarm des Polypids, *g* Ganglion, *p* junge Polypidknospe.

Primärzoöcium von Microporella malusii ein förmliches Membranipora-Stadium durchmacht, während die von diesem erzeugten Knospen bereits zu Zoöcien von normaler Gestalt anwachsen.

Vielfach kommt es bei den Ectoprocten zur heteromophen Ausbildung der einzelnen Individuen. Es lassen sich dann an der polymorphen Colonie ausser den gewöhnlichen Individuen Wurzelausläufer und Stengelglieder, sowie die als Oöcien, Avicularien und Vibracularien bezeichneten, nach der Richtung einer specifischen Function umgebildeten Individuen unterscheiden.

B. Statoblastenentwicklung.

Eine besondere Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wird bei den Phylactolämen durch die Erzeugung von eigenartigen Fortpflanzungskörpern, sog. Statoblasten, vermittelt. Die Entwicklung durch Stato-

blasten muss auf die Knospung zurückgeführt werden. Nach den neueren Untersuchungen von KRAEPELIN und BRAEM kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wir in den Statoblasten encystirte Dauerknospen zu erkennen haben, welche dazu bestimmt sind, die Erhaltung und Verbreitung der Süsswasserbryozoen während der Wintermonate zu sichern.

Der ausgebildete, linsenförmige Statoblast (Fig. 713 *B*) weist eine äussere, chitinöse, meist mit lufthaltigem Schwimmring (*sr*) versehene Hülle (*c*) und einen zelligen Inhalt, den eigentlichen Keimkörper auf. An letzterem kann man ein von REINHARD gefundenes, oberflächliches Epithel (Fig. 713 *A*, *ec*) und eine körnige, dotterreiche, zellhaltige Inhaltsmasse (*d*) unterscheiden. Der Bau des Keimkörpers lässt sich demnach mit dem oben (pag. 1190) beschriebenen Ectoproctenembryo vergleichen, wenn wir in dem Oberflächenepithel das Ectoderm, in der körnigen Innenmasse dagegen das Aequivalent des Füllgewebes erblicken.

Die Statoblasten entstehen in einem als Funiculus bezeichneten Strange, welcher von der Spitze des Magenblindsackes zur Cystidwand zieht (Fig. 714 f.). Sie finden sich in diesem Strange derart rosenkranzförmig angereiht, dass die jüngsten erkennbaren Statoblasten-Anlagen an dem der Cystidwand genäherten Ende des Funiculus auftreten, während die am weitesten ausgebildeten Statoblasten in der Nähe des Magenblindsackes sich finden.

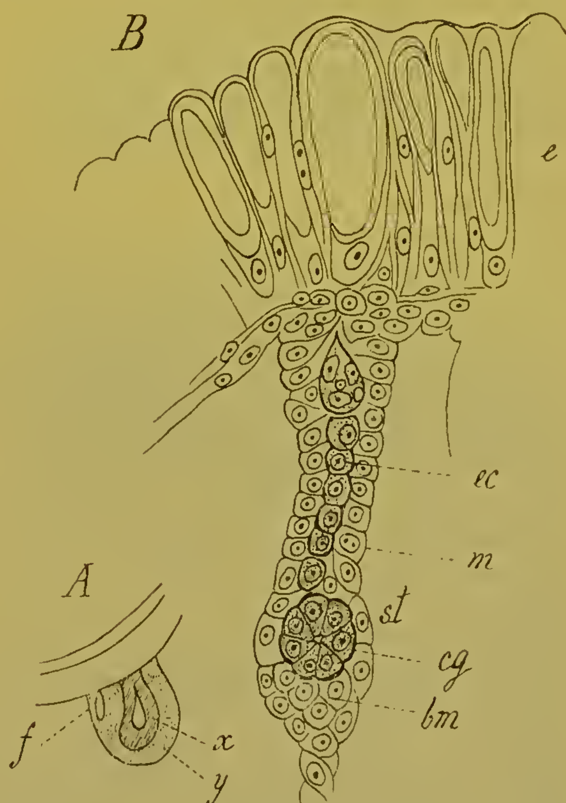


Fig. 711. *A* junge Polypidknospe von Plumatella mit der Anlage des Funiculus *f* (nach BRAEM), *x* innere, *y* äussere mesodermale Knospenschicht.

B Längsschnitt durch einen Funiculus von Cristatella (nach BRAEM).

bm „Bildungsmasse" und *cg* „cystigene Parthie" der Statoblastenanlage *st*, *e* Ectoderm, *ec* ectodermale Innenschicht des Funiculus, *m* mesodermale Aussenmasse des Funiculus.

Um über die Entstehung und Bedeutung der Statoblasten Klarheit zu erlangen, muss man, wie dies BRAEM gethan hat, auf die jüngsten Entwicklungsstadien des Funiculus zurückgehen. Nach BRAEM entsteht der Funiculus zunächst in der Form einer faltenförmigen Erhebung des äusseren (mesodermalen) Knospenblattes an der Oralseite des Halsabschnittes einer jungen Polypidanlage. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung trennt sich diese Falte von dem Halse der Polypidanlage ab (Fig. 711 *A*), so dass ein kurzer Strang (*f*) entsteht, welcher mit seinem oberen Ende sich an die Cystidwand, mit seinem unteren Ende dagegen an die Polypidanlage inserirt. Durch das weitere Auswachsen der Cystidwand rückt die obere Ansatzstelle des Funiculus immer weiter

von der Mündungsstelle des Polypids ab und kann schliesslich bis an die basale Fläche des Cystids gelangen.

Der Funiculus war — wie wir gesehen haben — seiner ersten Entstehung nach ein rein mesodermales Gebilde. Sehr bald jedoch wuchert ein Zapfen proliferationsfähiger Ectodermzellen (Fig. 711 *B*, *ec*) von der Cystidwand aus in das Innere des Funiculus, wodurch derselbe zu einem zweischichtigen, aus Ectoderm und Mesoderm bestehenden Gebilde wird. An dem unteren Ende dieses einwuchernden Zapfens kommt die erste Statoblasten-Anlage zur Ausbildung, indem sich eine Gruppe von Ectodermzellen (*cg*) absondert, welche sich bald um einen in ihrem Inneren befindlichen Hohlraum blasenähnlich anordnen. Diesen Theil der Statoblastenanlage hat Nitsche als „cystigene Hälfte“ bezeichnet, weil von ihr die Cyste der Statoblasten gebildet wird. Eine zweite Parthie der Statoblastenanlage, die sog. „Bildungsmasse“ (*bm*), entsteht durch Wucherung von der äusseren mesodermalen Schicht des Funiculus. Sie repräsentirt die Anlage der mit Nahrungsdotterkügelchen erfüllten mesodermalen Innenmasse der Statoblasten, während die „cystigene Hälfte“ nicht bloss die zur Abscheidung der Cyste zur Verwendung kommende Zellschicht, sondern auch — wie Reinhard nachwies — die Ectodermschicht des Statoblasten-Keimes liefert (vgl. Fig. 712 *A*, *a* und *b*).

Nach Davenport (No. 46a) soll die erste Entstehung des Funiculus weniger auf eine Abfaltung, als auf eine active, selbstständige Wanderung der entsprechenden Mesodermzellen zurückzuführen sein. Hinsichtlich der inneren Schicht des Funiculus macht Kraepelin (No. 50) die Angabe, dass dieselbe nicht von der Cystidwand, sondern an dem entgegengesetzten Ende des Funiculus von der Darmschicht aus einwuchere. Wenn wir an den Angaben Braem's, denen wir im Obigen gefolgt sind, festhalten, so tritt die principielle Uebereinstimmung der Anlage des Funiculus mit einer Polypidknospe auf das Deutlichste hervor, so dass wir berechtigt sind, die Statoblastenbildung als innere Knospenbildung aufzufassen. Eine ältere, von Verworn (No. 57) vertretene Auffassung führte die cystigene Hälfte und die Bildungsmasse auf eine einzige Zelle zurück, von welcher sie durch einen Furchungsprocess sich herleiten sollten. Verworn war dementsprechend geneigt, in den Statoblasten parthenogenetisch zur Entwicklung kommende Wintereier zu erblicken.

Die weitere Entwicklung der Statoblasten geht in der Weise vor sich, dass die „Bildungsmasse“ (Fig. 712 *b*) von der blasenförmigen „cystigenen Hälfte“ (*a*) vollständig umwachsen wird. Jener Punkt, an welchem diese Umwachsung zuletzt zu Stande kommt (*p*) und wo daher längere Zeit eine Oeffnung zu bemerken ist, entspricht dem Mittelpunkt der meist etwas convexeren, unteren Fläche des linsenförmigen Statoblasten. Die „Bildungsmasse“ wird durch diese Umwachsung von zwei Blättern der cystigenen Hälfte (*a'* und *a''*) umhüllt. Von diesen entspricht das innere (*a''*) dem Ectoderm des Statoblasten, während das äussere (*a'*) die Bildung der Statoblasten-Schale (*c*) übernimmt. Zunächst scheiden die Zellen dieses äusseren Blattes an ihrer Innenseite, also dem Ectoderm des Statoblasten anliegend, eine cuticulare Cyste (*c*) ab, welche den Statoblasten rings umhüllt. Frühzeitig tritt in der Substanz dieser Cyste, entsprechend dem Aequator des Statoblasten, eine Spaltungs- oder Demarcationslinie auf, durch welche die Theilung der Cyste in jene beiden uhrglasförmigen Hälften angedeutet wird, in welche die Schale bei dem Ausschlüpfen der jungen Colonie zerfällt. Nach Abscheidung dieser Chitinhülle erheben sich die randständigen Zellen der chitinabscheidenden Schicht zur Bil-

dung einer nach aussen im Umkreis des Statoblasten vorwachsenden Falte. Diese Zellen bilden nun den Schwimmring, indem sie sich ringsum an ihrer ganzen Oberfläche mit Chitinmasse bedecken. Der im Innern dieser Chitinzellen zurückbleibende Protoplasmakörper verschwindet sodann vollständig. Nach vollendeter Bildung des Schwimmringes wird derselbe von der centralen, oberen und unteren Zellenkappe der chitinabscheidenden Schicht überwachsen, und von dieser Lage geht dann die Abscheidung einer äusseren, umhüllenden Chitinlage aus.

Bei Cristatella ist der Aequator des zur Entwicklung kommenden Statoblasten zur Längsrichtung des Funiculus quer gestellt. Bei Plumatella dagegen liegt er in dessen Längsrichtung. Es erklärt sich durch dies

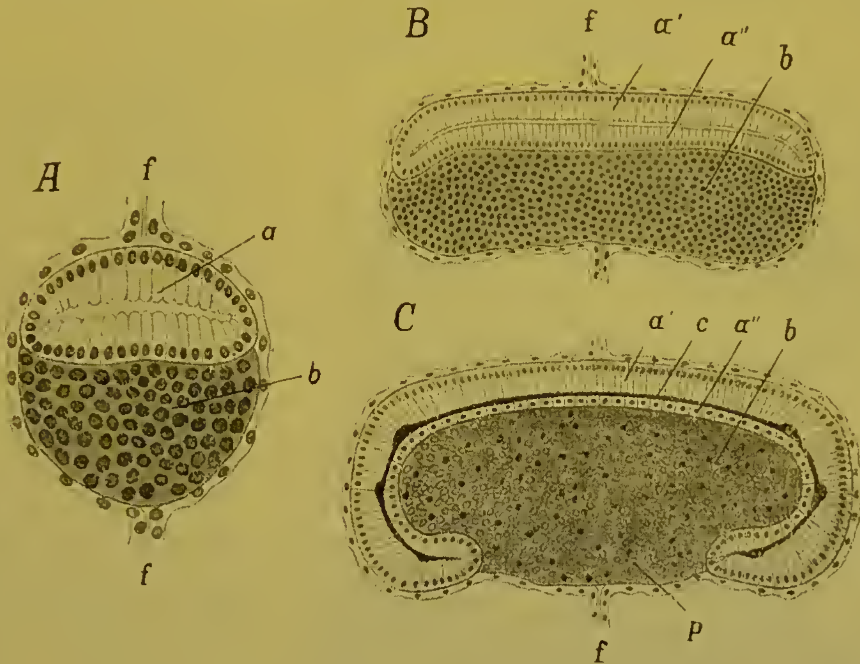


Fig. 712. Drei Entwicklungsstadien der Statoblasten von Cristatella (nach Verworn).
a cystigene Hälfte, *a'* äussere Schicht, *a''* innere Schicht der cystigenen Hälfte, *b* Bildungsmasse, *c* cuticulare Hülle, *p* Stelle des bei der Umwachsung sich bildenden Porus, *f* Funiculus.

Verhalten die längliche Form der Plumatella-Statoblasten. Die complicirtesten Verhältnisse des Schwimmringes weist Cristatella auf. Es muss diesbezüglich auf die Schilderung von Verworn und Braem verwiesen werden.

Der eigentliche Keimkörper besteht aus der Ectodermschicht (Fig. 712 *C, a''*) und aus der von dieser umhüllten Bildungsmasse (*b*). In dem Maasse, in welchem die Zellen dieser letzteren sich mit Nahrungsdotterkügelchen erfüllen, gehen die Zellgrenzen zwischen denselben verloren. Aber nicht alle Zellen der Bildungsmasse erfahren diese Umwandlung. Einige derselben, welche der Ectodermschicht dicht anliegen, bleiben unverändert. Es scheint, dass diese Zellen, welche Braem besonders reichlich bei Cristatella vorfand, wo sie häufig eine förmliche zweite Epithelschicht bilden, für die Entwicklung der Mesodermschicht (Fig. 713 *A, m*) der jungen Colonie von Wichtigkeit sind.

Die vollkommen entwickelten Statoblasten, welche nach Zerstörung der mütterlichen Colonie frei werden, sind nicht sofort keimungsfähig.

Die Fähigkeit zu weiterer Entwicklung tritt in der Regel erst nach dem Einfrieren oder nach längerer Ruhe unter Luftabschluss ein (Braem). Höhere Temperaturen und Zutritt von Luft regen die keimfähig gewordenen Statoblasten zu weiterer Entwicklung an.

Die erste Entwicklungserscheinung besteht in einer Umwandlung der Zellen der dotterhaltigen Innenmasse. Von diesen nehmen die Zellen der oberflächlichen Schicht das Ansehen gewöhnlicher Embryonalzellen an und legen sich dem Ectoderm (Fig. 713 *ec*) an, indem sie die obenerwähnte Schicht mesodermaler Elemente (*m*) unter dem Ectoderm vermehren. Die genannte Schicht wird auf diese Weise bald zu einem continuirlichen Epithel. Die erste Anlage des primären Polypids besteht in einer rundlichen Ectodermverdickung (Keimscheibe Fig. 713 *A*, *p*) welche in der Mitte der beim Schwimmen nach unten gekehrten, convexeren Seite des Statoblasten zur Entwicklung kommt, also an jener Stelle, an welcher die Umwachsung durch die cystigene Hälfte zum Abschlusse kam (Fig. 712 *C*, *p*). Die Keimscheibe, zu welcher wir auch die untere mesodermale Lage der betreffenden Parthie zu rechnen haben, stülpt sich nun in das Innere des Statoblasten ein, indem eine zunächst auftretende Ringfurche das Einsinken der mittleren Parthie der Keimscheibe vermittelt. Indem die Oeffnung der so entstandenen Einstülpung zum Verschlusse kommt, ist dadurch die Polypidanlage in Gestalt eines zweischichtigen Säckchens gegeben, dessen weitere Entwicklung vollständig nach dem oben (pag. 1210) geschilderten Typus der Polypidentwicklung abläuft (Fig. 713 *B*). Der einzige, sich hier ergebende Unterschied besteht darin, dass die Leibeshöhle und alle Derivate derselben (Lophophorhöhle, Ringkanal etc.) ursprünglich vollständig mit Nahrungsdottermasse (*d*) erfüllt sind, welche erst allmählich in Folge der bei der weiteren Entwicklung sich vollziehenden Resorption verschwindet.

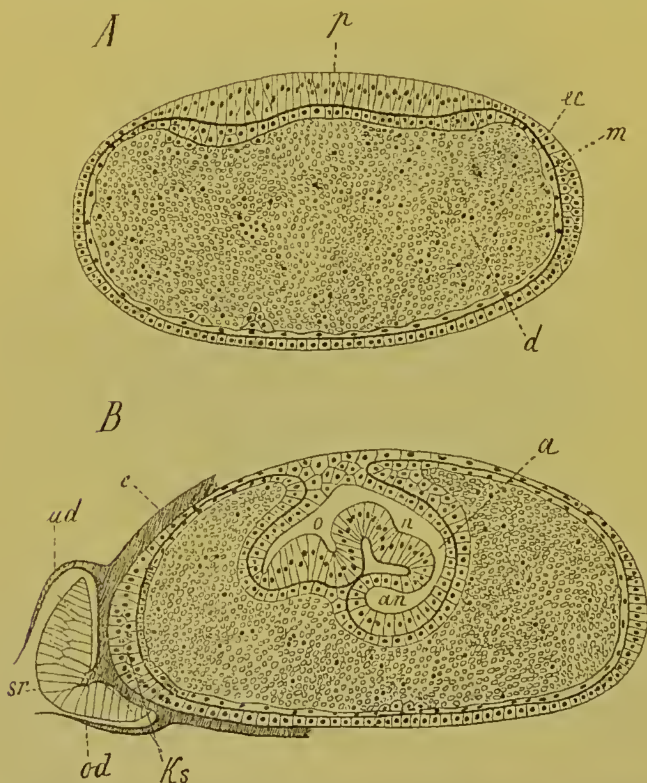


Fig. 713. Zwei Entwicklungsstadien des keimenden Statoblasten von Cristatella mucedo (nach Braem).

A An der unteren (in der Zeichnung nach oben gewendeten) Seite des Statoblasten ist die Polypidanlage (*p*) in Form einer Keimscheibe zu erkennen.

B Die Polypidanlage ist weiter entwickelt.

a After, *an* Darmanlage, *c* cuticulare Schale (Discus), *d* Dottersubstanz mit Kernen, *ec* Ectoderm, *ks* Knospungszone der später auftretenden Polypide, *m* Mesodermschicht, *n* Ganglioneinstülpung, *o* Oesophagusanlage, *p* Keimscheibe, *od* obere Dornen, *sr* Schwimmring, *ud* untere Dornen.

Schon in früheren Stadien erkennen wir die Anlagen der später zur Entwicklung kommenden Knospen in einer Epithelverdickung (Fig. 713 *B, ks*) am Rande des Statoblasten (entsprechend der Oralseite des Primärpolypids), von welcher durch Einstülpung zunächst die zweite und dritte Polypidanlage gebildet werden. Diese stehen demnach von ihrem ersten Ursprunge an in keinem directen Zusammenhange mit der Keimscheibe. In ähnlicher Weise haben wir in dem Embryo von Plumatella nach Davenport die Anlage des zweiten Polypids unabhängig von dem ersten auftreten sehen. Dagegen entspringen die später zur Entwicklung kommenden Knospen sämmtlich im Anschlusse an eine ältere Polypidanlage, wie wir dies oben für den Typus der Knospung mit vorauseilendem Polypid geschildert haben.

C. Winterknospen (Hibernacula).

Bei den im Süsswasser vorkommenden Gymnolämen, Victorella und Paludicella, kommen keine Statoblasten zur Entwicklung. Bei Paludicella erhalten sich nach dem Absterben der Colonie vereinzelte Individuen (Cystide mit bereits angelegtem Polypid) in encystirtem Zustande. Man hat diese zurückbleibenden Individuen, welche von einer mächtigen, stark verkalkten Chitinhülle (Ectocyste) umschlossen sind, als Winterknospen (Hibernacula, Van Beneden) bezeichnet. Im Frühjahr wird die Hülle gesprengt, und die aus derselben hervortretenden, mit zarter Chitinhülle bedeckten Individuen werden zum Ausgangspunkt einer neuen Coloniebildung. Die Winterknospen sind hier nur ruhende Zustände der ausgebildeten Form. Ihre Entwicklung im Frühjahr reducirt sich im Wesentlichen auf einen Häutungsprocess.

In ähnlicher Weise erhalten sich von Victorella im Winter nur verkürzte Stolonen mit dichtgedrängten, knollenförmigen Anlagen von Individuen, aus denen im Frühjahre die ersten Cylinderzellen der Colonie entwickelt werden (Kraepelin).

VI. Regeneration.

Es ist eine seit Langem bekannte Thatsache, dass bei den marinen Gymnolämen die Polypide in den älteren Individuen einer Colonie regelmässig rückgebildet werden. Das Cystid bleibt von diesen Rückbildungsvorgängen unberührt. Die Reste des rückgebildeten Polypids finden sich in der Leibeshöhle als sog. „braune Körper“ durch Stränge des Funiculargewebes suspendirt. Die Regeneration des Polypids geht von der Cystidwand aus, und findet bei den Chilostomen [nach Ostroumoff und Davenport (No. 11)] in den meisten Fällen an dem Operculum statt. Neuerdings hat Harmer (No. 16) beobachtet, dass die erste Anlage des Polypids paarig an den Seitenwänden des Operculums auftritt und erst später zu einer unpaaren Einstülpung sich vereinigt. Hierdurch erklären sich die abnormen Fälle, in denen durch Regeneration zwei Polypide in einem Cystid gebildet werden. Aus der daselbst entstandenen Einstülpung der beiden Schichten der Leibeswand geht unter den oben geschilderten Entwicklungsvorgängen ein neues Polypid hervor. Man wusste schon seit Langem, dass bei diesen Regenerationsprocessen die Magenwand des neugebildeten Polypids sich dicht an den braunen Körper anlegt. Nach Haddon sollte der letztere sogar durch die Magenwand in

den Darm des neugebildeten Polypids hineinrücken, und OSTROUMOFF glaubte, dass bei diesem Vorgange entodermale Elemente aus dem braunen Körper in die Magenwand des Polypids übertreten, um an der Ausbildung der letzteren Theil zu nehmen (vgl. pag. 1215). Für diese Angaben haben jedoch die neueren Untersuchungen DAVENPORT's keine Bestätigung beibringen können. Dagegen scheint nach den Angaben von HARMER bei Flustra thatsächlich der braune Körper in das Innere des neugebildeten Darmkanals aufgenommen zu werden, während dies bei Bugula nicht der Fall sein soll.

Ueber die Bedeutung der erwähnten Regenerationsvorgänge, welche an das Abwerfen und die Regeneration der Köpfchen bei Phoronis, Pedicellina und den Tubularien erinnern, und denen ähnliche Processe bei den Tunicaten an die Seite zu stellen sind, fehlt uns noch jede Erklärung. Zu erwähnen sei die Ansicht OSTROUMOFF's, dass mit der Aufnahme des braunen Körpers in den Darmkanal gewisse Excrete dahin gelangen, welche später mit den Resten des braunen Körpers durch die Afteröffnung nach aussen gelangen. Die Beobachtungen HARMER's scheinen diese Ansicht zum Theil zu stützen.

VII. Allgemeines.

Die neueren anatomischen Untersuchungen, besonders die von CALDWELL und CORI, haben eine sehr auffallende Uebereinstimmung im Bau von Phoronis und den ectoprocten Bryozoen ergeben. Besonders die phylactolämen Broyzoen (Fig. 714) erinnern durch die Gestalt des hufeisenförmigen Lophophors, durch das Vorhandensein des Epistoms (*ep*), durch die gleichartige Entwicklung der Leibeshöhlenverhältnisse (Besitz eines Diaphragmas, welches die Lophophorhöhle (*lh*) von der übrigen Leibeshöhle trennt, und in welches die Nephridialtrichter[1]) eingesenkt sind, und einer von der Lophophorhöhle getrennten (?) Epistomhöhle) sehr an die für Phoronis bekannt gewordenen Verhältnisse (vgl. Fig. 691 pag. 1185). Es wird durch die Erkenntniss dieser Beziehungen ein neues Licht auf die Bryozoen geworfen. Wir erkennen hieraus, dass die Phylactolämen weitaus den ursprünglichsten Typus repräsentiren, während die Gymnolämen in Hinsicht auf die Gliederung des Lophophors eine Vereinfachung erfahren haben und auch hinsichtlich der Leibeshöhlenverhältnisse eine Rückbildung aufweisen.

Andererseits wird durch Vermittlung von Phoronis auch die merkwürdige Gestaltung der Bryozoenlarven einigermaassen verständlich und die Zurückführung der Bryozoenlarven auf den Trochophoratypus erleichtert. Der Vergleich zwischen Bryozoenlarven und der Actinotrocha

---

[1]) Hinsichtlich des Vorhandenseins von Nephridien bei den Ectoprocten sind die Untersuchungen bisher noch nicht vollständig abgeschlossen. Die Nephridien der Phylactolämen (vgl. unser Schema Fig. 714 *n*), von VERWORN zuerst gesehen und später von CORI (No. 46) ausführlicher beschrieben, werden neuerdings von BRAEM und KRAEPELIN in Abrede gestellt. BRAEM bezieht die betreffenden Bildungen auf seinen „Gabelkanal“ (vgl. pag. 1213). Es ist jedoch nicht unmöglich, dass beide Bildungen neben einander existiren. Dagegen werden CORI's Angaben von BLOCHMANN (Litterat. der Brachiop. No. 4) bestätigt.

Bei den Gymnolämen konnte HARMER (No. 16) sich nicht von dem Vorhandensein besonderer Excretionsorgane überzeugen. Man möchte wohl geneigt sein, das bei einigen Formen von FARRE, SMITT, HINCKS und neuerdings von PROUHO (No. 28 a) beobachtete Intertentacularorgan als Nephridium aufzufassen (vgl. oben pag. 1188).

ist in neuerer Zeit hauptsächlich durch HARMER (Litt. der Entoprocten No. 4) und OSTROUMOFF (No. 24) durchgeführt worden.

Bei Betrachtung der Bryozoenlarven werden wir die Formen mit erhaltenem Larvendarm, als die ursprünglichsten, zunächst ins Auge zu fassen haben. Während unter diesen Cyphonautes durch den Besitz der Schalenklappen und des Atriums (wie aus der Ontogenie von Flustrella hervorzugehen scheint) secundär abgeänderte Verhältnisse aufweist, bieten uns die Larven von Tendra und Alcyonidium die besten Anhaltspunkte zum Vergleich mit Larven anderer Thiergruppen dar. Die auffallendste Bildung der Larve ist die mächtige äquatoriale, als Bewegungsorgan dienende Corona. Man wäre wohl versucht, in derselben das Homologon des präoralen Wimperkranzes der Trochophora zu erblicken, wenn sich nicht aus dem Umstande, dass die ringförmige Mantelhöhle, welche den grössten Theil der Leibeswand zu bilden berufen ist, vor dieser Corona liegt, eine gewisse Schwierigkeit für diese Homologisirung ergäbe. Auf jeden Fall leitet uns der Vergleich mit Actinotrocha dahin, mit Rücksicht auf die gleichen Lageverhältnisse in dem retractilen Scheibenorgan das Aequivalent der Scheitelplatte zu erblicken. Diese Auffassung, mit welcher die Verwendung dieses Organs als larvales Tastorgan in Uebereinstimmung steht, würde durch die oben erwähnten (pag. 1194) Befunde HARMER's und PROUHO's eine Stütze gewinnen. Beide konnten beobachten, dass das larvale Gehirn mit dem retractilen Scheibenorgan in Zusammenhang stehe, und PROUHO konnte hinzufügen, dass letzteres Organ während der Metamorphose eine ähnliche Rückbildung erleide, wie alle übrigen Larvenorgane (pag. 1198).

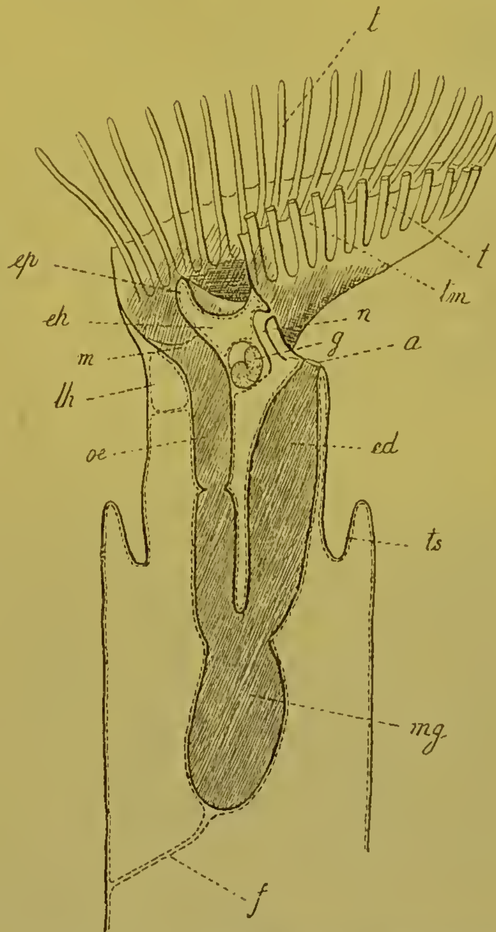


Fig. 714. Schematischer Medianschnitt durch eine phylactoläme Bryozoe (im Anschlusse an CORI). Zum Vergleiche mit dem Schema von Phoronis Fig. 691, pag. 1185 und Terebratella Fig. 727, pag. 1246.

a After, *ed* Enddarm, *eh* Epistomhöhle, *ep* Epistom, *f* Funiculus, *g* Ganglion, *lh* Lophophorhöhle (an dieser Stelle als Ringkanal bezeichnet), *m* Mund, *mg* Magen, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *t* Tentakel, *tm* Tentacularmembran, *ts* Tentakelscheide.

Von den an der Oralseite gelegenen Larvenorganen ist der sog. Saugnapf offenbar das Homologon der zwischen Mund und After an der ventralen Seite der Actinotrocha gelegenen Einstülpung (vgl. Fig. 690 *C*, *iv*, pag. 1183)[1]).

[1]) Mit Rücksicht auf die Lagebeziehungen zeigt dieses Organ grosse Aehnlichkeit mit der Anlage des Fusses bei den Molluskenlarven, mit welcher es auch verschiedentlich homologisirt worden ist.

Auch bei den Bryozoen geht während der Metamorphose aus dieser Einstülpung ein Theil der Leibeswand, hier allerdings nur die völlig basal gelegene Adhäsivplatte hervor. Die als Ectodermalfurche und birnförmiges Organ bezeichnete Bildung dagegen würde ein den Bryozoenlarven specifisch zukommendes provisorisches Organ sein, für das wir kein Homologon bei der Actinotrocha oder bei den Trochophorastadien anderer Gruppen ausfindig machen können.

Im Allgemeinen würden wir demnach vielleicht in den Ectoproctenlarven ein etwas modificirtes Trochophora-Stadium erkennen dürfen, welches sich durch den Besitz der Saugnapfbildung an die Actinotrocha anschliesst. Neuerdings ergeben sich jedoch aus der Entwicklungsgeschichte der Phylactolämen Schwierigkeiten für eine derartige Auffassung. Während wir in Uebereinstimmung mit den meisten Autoren annehmen mussten, dass bei den Gymnolämenlarven das retractile Scheibenorgan der aboralen Region angehört, soll nach den übereinstimmenden Angaben der neueren Untersucher bei den Phylactolämen die Stelle, an welcher die Polypidanlagen auftreten (und welche dem retractilen Scheibenorgan entspricht) die Lage des verschwundenen Blastoporus einnehmen. Wir sind im gegebenen Augenblicke nicht im Stande, diese Schwierigkeiten, welche in dem ungenügenden Zustand unserer Kenntnisse der Bryozoen-Entwicklung wurzeln, einer befriedigenden Lösung entgegenzuführen und müssen weitere Untersuchungen abwarten.

Die Metamorphose beginnt bei den Bryozoen, ähnlich wie bei Phoronis, mit der Ausstülpung des saugnapfartigen Gebildes. Es erfolgt hierauf die Festheftung und eine umfangreiche Zerstörung der larvalen Organe. Während bei Phoronis nur verhältnissmässig wenige Larvenorgane abgeworfen und durch Bildungen definitiver Natur ersetzt wurden (Präorallappen, Tentakelkranz, circumanaler Wimperkranz), fällt hier der Darmkanal und die ganze Körperwand der Larve der Degeneration anheim. Letztere wird nicht einfach abgeworfen (wie die provisorischen Organe bei Phoronis), sondern durch einen Einstülpungsprocess in das Innere des Körpers versenkt (Bildung des sog. Vestibulums), um hier durch Zerfall in einen sog. braunen Körper umgewandelt zu werden. Dies Schicksal der Degeneration theilen mit der Larvenhaut alle in derselben gelegenen provisorischen Organe: die Corona, die Ectodermalfurche und (nach Prouho) das retractile Scheibenorgan.

Es wird durch diese Umwandlungen ein rings geschlossenes mehr oder weniger sackförmiges, festsitzendes Stadium erreicht, welches an seiner Oberfläche bereits die definitive Haut (das Ectoderm) des primären Zoöciums aufweist. Im Inneren finden wir Reste des ursprünglichen Füllgewebes und den obenerwähnten, durch Degeneration der Larvenorgane gebildeten, braunen Körper. Ein auf dieser Entwicklungsstufe stehendes Primärzoöcium erinnert ungemein an jene Individuen der Bryozoencolonie, in denen — wie das häufig vorkommt — das Polypid einem Rückbildungsprocess anheimgefallen ist. Auch diese bestehen nur mehr aus dem rings geschlossenen Cystid und weisen in ihrem Innern ausser Strängen des Funiculargewebes einen durch Degeneration des früheren Polypids entstandenen braunen Körper auf.

In der soeben festgesetzten Bryozoenlarve entsteht nun das neugebildete Polypid sehr frühzeitig, während die Auflösung der Larvenorgane noch im Vollzug ist. Wir finden die Anlage desselben am oberen oder distalen Pole des Primärzoöciums, hervorgegangen — wie man bisher

glaubte — durch Einstülpung des retractilen Scheibenorgans, nach Prouho dagegen nicht direct aus diesem, sondern aus einer an der Stelle desselben auftretenden Neubildung, über deren erste Entstehung nichts Genaueres bekannt geworden ist. Wir haben oben gesehen (pag. 1210), wie die weitere Entwicklung dieses Polypids im Primärzoöcium nach genau demselben Typus abläuft, wie die Regeneration der Polypide in jenen Individuen der Colonie, in denen ein früher vorhandenes Polypid zurückgebildet worden ist.

In beiden Fällen bleibt — wie uns scheint — die Continuität des Individuums durch das zurückbleibende Cystid erhalten. Wir werden deshalb auch die Entstehung des Primärzoöciums aus der Larve nur als Metamorphose aufzufassen haben und in dem neugebildeten Polypid nur einen Theil desselben Individuums erblicken können, welches durch die Larve repräsentirt war. Es ist, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, an der festgehefteten Larve der Kopfabschnitt regenerirt worden. Es wäre theoretisch unrichtig, in der Entstehung des Polypids im Primärzoöcium die Knospung eines neuen Individuums erblicken zu wollen. Wir werden hierbei im Auge behalten müssen, dass auch an der Phoronislarve die Organe des Kopfabschnittes vor Allem es sind, welche während der Metamorphose abgeworfen und regenerirt werden.

Immerhin ist die Metamorphose der Ectoprocten mit einer so tiefgreifenden Zerstörung der Larvenorgane verbunden, dass es nicht möglich ist, einen directen Vergleich zwischen den Lagerungsverhältnissen der Organe in der Larve und denen des ausgebildeten Thieres herzustellen. Hier findet sich eine Lücke, welche durch Betrachtung der Metamorphose von Phoronis ausgefüllt wird. Wir werden demnach auch für die ausgebildeten Individuen der Bryozoen annehmen dürfen, dass die kurze, zwischen Mund- und Afteröffnung gelegene Linie die dorsale Mittellinie ist, und dass das daselbst gelegene Ganglion das aus der Scheitelplatte hervorgegangene Supraösophagealganglion repräsentirt.

Wir haben noch einige Bemerkungen über die Bryozoenlarven im Allgemeinen beizubringen. Ein Vergleich mit der Actinotrocha ist hier besonders belehrend. Die Actinotrocha kommt als wenig entwickeltes Thierchen aus dem Ei; sie nimmt Nahrung auf, wächst bedeutend heran und entwickelt während des Larvenlebens manche wichtige Organanlage (ähnlich verhält sich auch Cyphonautes). Actinotrocha dient demnach wichtigen Wachsthums- und Entwicklungsvorgängen und gleichzeitig der Function des Aufsuchens eines geeigneten Festsetzungspunktes und der Ausstreuung der Individuen über ein grösseres Terrain. Die Schwärmstadien der meisten Bryozoen dagegen dienen fast ausschliesslich der letzteren Function. Sie nehmen keine Nahrung zu sich; dementsprechend ist der Darmkanal rückgebildet. Sie haben die alleinige Aufgabe, einen geeigneten Festheftungspunkt zu suchen, und sind zu diesem Zwecke mit mächtig entwickelten locomotorischen Apparaten und Sinnesorganen versehen. Behufs einer möglichsten Erleichterung der Bewegung sind die Anlagen der später zur Entwicklung kommenden Körpertheile nur in eingestülptem Zustande vorhanden (Pallealhöhle, Saugnapf). Ueberdies weisen die inneren Organe überhaupt eine möglichst compendiöse Art der Verpackung auf. Es wird uns daher der Mangel des Cöloms in der Larve nicht in Erstaunen versetzen, obgleich wir nach dem Vergleich mit der Actinotrocha das Vorhandensein eines solchen erwarten dürften. Das Cölom ist auch bei den ausgebildeten Formen der marinen Ectoprocten in gewisser Hinsicht rückgebildet (Mangel eines

Peritonealepithels); die Ursache für die excessive Rückbildung desselben in der Larve ist aber in den oben erwähnten Verhältnissen zu suchen. Eine ähnliche compendiöse Verpackung des Innern weist beispielsweise die Planulalarve der Cnidarier auf.

Wenn wir nach dem Gesagten die Larve der Phylactolämen ins Auge fassen, so finden wir im Innern derselben eine grosse centrale Höhle, welche wir mit Rücksicht auf die spätere Entwicklung als Cölom in Anspruch nehmen müssen. In dieser Hinsicht würde demnach der Embryo der Phylactolämen an ursprünglichere Verhältnisse erinnern. Doch dürfen wir nicht vergessen, dass derselbe im Uebrigen die weitgehendsten Rückbildungen durchgemacht hat. Die Entwicklung einer grossen centralen Höhle im Innern der bewimperten Larve mag mit dem Aufenthalt in einem specifisch leichteren Medium (Süsswasser) in Zusammenhang stehen. Wenigstens sehen wir, z. B. dass die Spongillalarve sich vor ähnlichen Spongienlarven durch den Besitz eines grossen Hohlraumes auszeichnet.

Litteratur.

Ueber Cyphonautes.

Ausser den Angaben von Ehrenberg, Joh. Müller, Semper, Allman, J. Barrois und H. Prouho (No. 28 und 28b) vgl.:

1. **Claparède, E.** *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste der Normandie. Leipzig 1863.*
2. **Hatschek, B.** *Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877. pag. 533 ff.*
3. **Ostroumoff, A.** *Note sur la métamorphose du Cyphonautes. Zool. Anz. 8. Jg. 1885. Vgl. auch unten No. 26.*
4. **Repiachoff, W.** *Bemerkungen über Cyphonautes. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*
5. **Schneider, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen. Arch. f. Micr. Anat. 5. Bd. 1869.*

Gymnolaemata.

6. **Barrois, J.** *Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires. Lille 1877.*
7. **Barrois, J.** *Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires. Ann. des Sc. Nat. 6. Serie. Tom. 9. 1879—1880.*
8. **Barrois, J.** *Embryogénie des Bryozoaires. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Tom. 18. 1882.*
9. **Barrois, J.** *Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. Nat. 7. Ser. Tom. 1. 1886.*
10. **Claparède, E.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*
11. **Davenport, C. B.** *Observations on Budding in Paludicella. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 22. 1891.*

11a. **Ehlers, E.** *Hypophorella expansa etc. Abh. K. Ges. Wiss. Göttingen. 21. Bd. 1876.*

12. **Haddon, A. C.** *On Budding in Polyzoa. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 23. 1883.*
13. **Harmer, S. F.** *Sur l'embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. Zool. Expér. (2) Tom. 5. 1887.*
14. **Harmer, S. F.** *On the Regeneration of lost Parts in Polyzoa. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 60. Meeting at Leeds in Sept. 1890. London 1891.*

15. **Harmer, S. F.** *Origin of Embryos in Ovicells of Cyclostomatous Polyzoa. Proc. Cambr. Philos. Soc. Vol. 7. Abgedruckt in: Journ. R. Micr. Soc. London 1891.*

16. **Harmer, S. F.** *On the Nature of the Excretory Processes in Marine Polyzoa Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 33. 1892.*

17. **Joliet, L.** *Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. Arch. Zool. Expér. Tom. 6. 1877.*

18. **Joliet, L.** *Recherches sur la blastogénèse. Arch. Zool. Expér. (2) Tom. 4. 1886.*

19. **Metschnikoff, E.** *Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. Götting. Nachr. 1869.*

20. **Metschnikoff, E.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederer Thiere. 5. Seebryozoen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg. Tom. 15. 1871.*

21. **Metschnikoff, E.** *Vergl. embryologische Studien 3. Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

22. **Nitsche, H.** *Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte einiger chilostomen Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

23. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 21. Bd. 1871.*

24. **Ostroumoff, A.** *Extrait de l'œuvre sur la Morphologie des Bryozoaires marines. Zool. Anz. 8. Jg. 1885.*

25. **Ostroumoff, A.** *Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1886—1887.*

26. **Ostroumoff, A.** *Contributions à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires. Arch. Slav. de Biolog. Tom. 1 u. Tom. 2. 1886.*

27. **Pergens, Ed.** *Untersuchungen an Seebryozoen. Zool. Anz. No. 317 und 318. 12. Jg. 1889.*

28. **Prouho, H.** *Recherches sur la larve de la Frustrella hispida (Gray), structure et métamorphose. Arch. de Zool. Expér. (2) Vol. 8. 1890. Vorl. Mittheilung hierzu in: Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tom. 108. 1889.*

28a. **Prouho, H.** *Sur la reproduction de quelques Bryozoaires cténostomes. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tom. 109. 1889.*

28b. **Prouho, H.** *Sur trois cas de développement libre observés chez les Bryozoaires ectoproctes. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. Tom. 112. 1891.*

29. **Repiachoff, W.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Tendra zostericola. Zeitschr. für Wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*

30. **Repiachoff, W.** *Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 26. Bd. 1876.*

31. **Repiachoff, W.** *Zur Kenntniss der Bryozoen. Zool. Anz. 1. Jg. 1878.*

32. **Repiachoff, W.** *Ueber die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge von Tendra zostericola. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

33. **Repiachoff, W.** *Embryologie der Tendra. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*

34. **Repiachoff, W.** *Embryologie der Bowerbankia. Zool. Anz. 2. Jg. 1879.*

35. **Repiachoff, W.** *Zur Kenntniss der Bowerbankia-Larven. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

36. **Repiachoff, W.** *Zur Morphologie der Bryozoen. Schriften der Neurussischen Naturforscher-Gesellschaft. Odessa. 6. Bd. 1880. (Russisch.)*

37. **Salensky, M.** *Untersuchungen an Seebryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 24. Bd. 1874.*

37a. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. für Wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*

38. **Smitt, J. A.** *Om Hafs-Bryozoernas utveckling och fettkroppar. Öfversigt of kongl. Vetenskabs Akademiens Förhandlingar. 22. Jahrg. Stockholm 1865.*

39. **Vigelius, W. J.** *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mittheil. a. d. Zool. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Vigelius, W. J.** *Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 8. Bd. 1888.*

Phylactolaemata.

Vgl. Barrois No. 9, Hatschek No. 2 und Metschnikoff No. 20.

41. **Allman, G. J.** *Monograph of the fresh water Polyzoa. Ray Society. London. 1856.*

42. **Allman, G. J.** *On the structure and development of the Phylactolæmatous Polyzoa. Journ. Linn. Soc. Vol. 14. 1879.*

43. **Braem, F.** *Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Zool. Anz. 11. Jg. 1888. No. 288 und 289.*

44. **Braem, F.** *Ueber die Statoblastenbildung bei Plumatella. Zool. Anz. 12. Jg. 1889.*

45. **Braem, F.** *Die Entwicklung der Bryozoencolonie im keimenden Statoblasten. Zool. Anz. 12. Jg. 1889.*

45a. **Braem, F.** *Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Biblioth. Zoolog. 6. Heft. 1890.*

45b. **Braem, F.** *Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anz. 15. Jg. 1892. Vgl. auch: Ein Wort über H. Prof. Kraepelin etc. Cassel 1893.*

46. **Cori, C. J.** *Ueber Nierenkanälchen bei Bryozoen. Separatabdruck aus „Lotos" (Prag). 1891. Neue Folge. 11. Bd.*

46a. **Davenport, C. B.** *Cristatella: the Origin and Development of the Individual in the Colony. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 20. 1891.*

46b. **Davenport, C. B.** *The Germ-layers in Bryozoan buds. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

46c. **Demade, P.** *Le statoblaste des Phylactolémates in: la Cellule. 8. Bd. 1892. Erst nach Abschluss unseres Manuscripts erschienen; konnte daher nicht mehr berücksichtigt werden.*

47. **Hyatt, A.** *Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolæmata, Communications Essex Institute Vol. 4. p. 228, Vol. 5. p. 97—112, 145—160, 193—232. 1865—1866.*

47a. **Jullien, J.** *Observations sur la Cristatella mucedo. Mém. Soc. Zool. France pour l'année 1890. Tom. 3. 1889.*

48. **Korotneff, A.** *Zur Entwicklung der Alcyonella fungosa. Zool. Anz. 10. Jg. 1887.*

48a. **Korotneff, A.** *Sur la question du développement des Bryozoaires d'eau douce. Mém. Soc. Natural. Kiew. Tom. 10. 1890. (Russisch, Tafelerklärung deutsch.)*

49. **Kraepelin, K.** *Ueber die Phylogenie und Ontogenie der Süsswasserbryozoen. Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin 1886. Biol. Centralblatt. 6. Bd. 1886—1887.*

50. **Kraepelin, K.** *Die deutschen Süsswasserbryozoen. Abhandl. des naturw. Vereins Hamburg. I. Th. 10. Bd. 1887. II. Th. 12. Bd. 1892.*

51. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolämen Süsswasserbryozoen. Arch. für Anat. und Phys. 1868.*

52. **Nitsche, H.** *Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. für Wiss. Zool. 25. Bd. Suppl. 1875.*

52a. **Oka, A.** *Observations on fresh-water Polyzoa (Pectinatella gelatinosa n. sp.) Journ. Coll. of Sc. Tokyo. Vol. 4. Part. 1. 1890.*

53. **Ostroumoff, A.** *Einiges über die Metamorphose der Süsswasserbryozoen. Zool. Anz. 9. Jg. 1886.*

54. **Reinhard, W.** *Zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

55. **Reinhard, W.** *Embryologische Untersuchungen an Alcyonella fungosa und Cristatella mucedo. Zool. Anz. 3. Jg. 1880.*

56. **Reinhard, W.** *Zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zool. Anz. 4. Jg. 1881.*

57. **Verworn, M.** *Beiträge zur Kenntniss der Süsswasser-Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 46. Bd. 1888.*

XXXIII. Capitel.

BRACHIOPODA.

Unsere Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden weist hinsichtlich verschiedener Punkte von allgemeiner Bedeutung noch ziemliche Lücken auf. Besser bekannt sind die anatomischen Verhältnisse der ausgebildeten Formen. Dagegen wird hier die Auffassung der Lagebeziehungen durch die dichtgedrängte Verpackung der Organe zwischen den Schalenklappen einigermaassen erschwert. Letztere war sicherlich Ursache für mannigfache Veränderungen des ursprünglichen Organisations-Typus. Immerhin scheint aus Allem hervorzugehen, dass die Brachiopoden in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den beiden vorerwähnten Gruppen stehen. Diese Ueberzeugung gründet sich auf das Vorhandensein eines tentakeltragenden, ursprünglich hufeisenförmigen Lophophors und einer epistomartigen Hautfalte über dem Munde, sowie auf die übereinstimmenden Verhältnisse der Leibeshöhle und des Nephridialsystems. Auch die charakteristischen pelagischen Larven lassen sich mit denen der Ectoprocten unschwer in Uebereinstimmung bringen. Wir trennen in unserer Schilderung die Testicardines von den Ecardines und beginnen mit der Besprechung der ersteren Gruppe, in welcher eine vollständigere Kenntniss der Ontogenie erreicht ist.

I. Testicardines.

a. Embryonalentwicklung.

Die ersten Entwicklungsstadien dieser Gruppe sind durch Lacaze-Duthiers (No. 10 für Thecidium), Morse (No. 11 und 12 für Terebratulina) und vor Allem durch Kowalevsky (No. 8 für Argiope, Thecidium, Terebratula und Terebratulina) bekannt geworden. Die neueren Untersuchungen Shipley's (No. 16) haben im Wesentlichen eine Bestätigung der Kowalevsky'schen Funde geliefert.

Hinsichtlich der ersten Entwicklungsvorgänge lassen sich die Formen in zwei Gruppen trennen, von denen die eine die Gattungen Argiope, Terebratula und Terebratulina umfasst, während die andere durch Thecidium repräsentirt ist. Doch beziehen sich die Unterschiede der Entwicklungsweise in beiden Gruppen nur auf Momente secundärer Natur

und lassen sich durch die gedrängtere Anordnung der Blastomeren bei Thecidium erklären.

Bei Argiope gelangen die reifen Eier zunächst in die Leibeshöhle, und von hier in die als Oviducte fungirenden Nephridialkanäle. Letztere münden in zwei zu den Seiten des Körpers gelegene Bruttaschen[1]), welche als Einstülpungen der Leibeswand aufzufassen sind, und in denen die Eier ihre erste Entwicklung durchlaufen. Die Embryonen zeigen sich hier durch ein von ihrem Vorderende ausgehendes zartes Filament an die Wand der Bruttasche festgeheftet. Wo die Befruchtung vor sich geht, ist nicht genau ermittelt, doch muss es als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass dieselbe erst nach dem Eintritt des Eies in die Bruttasche sich vollzieht. Die Furchung ist eine totale und nahezu äquale; sie führt zur Ausbildung einer regulären Cöloblastula, auf welche ein durch Invagination zu Stande kommendes Gastrulastadium folgt. Während dieses Stadiums scheint sich schon die Symmetrieebene des Körpers zu markiren. Es scheint, dass jene Stelle, an welcher der Blastoporus sich am spätesten schliesst, der vorderen Parthie der Ventralseite und vielleicht der Stelle der späteren Mundöffnung entspricht (vergl. die ähnlichen Verhältnisse bei Phoronis [pag. 1179]). Während der vollständige Verschluss des Blastoporus sich vollzieht, schnüren sich vom Urdarm durch Abfaltung zwei lateral gelegene Cölomsäcke (Fig. 715 *A*) ab, und zwar vollzieht sich diese Abschnürung in der Weise, dass der letzte Rest der Communication der drei Räume in den vordersten Körperparthien sich erhält. Nur durch diesen Umstand ist ein Unterschied gegenüber der Mesodermabfaltung bei Sagitta (vergl. oben pag. 244) begründet, während im Uebrigen der Process ein ziemlich übereinstimmender ist.

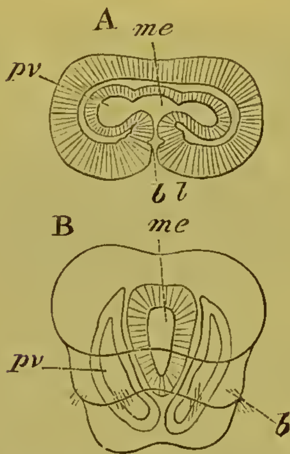


Fig. 715. Zwei Entwicklungsstadien von Argiope (nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch).
A Späteres Gastrulastadium mit Abfaltung der Cölomsäcke *(pv)*.
B Stadium nach Trennung der drei Körperregionen.
b provisorische Borsten, *bl* Blastoporus, *me* Mitteldarm, *pv* Cölomsäcke.

Nach vollendeter Abschnürung dieser Cölomsäcke finden wir in dem sich etwas streckenden Embryo einen allseitig geschlossenen Urdarm (Mitteldarmanlage) und zwei lateral gelagerte Cölomsäcke (Anlage des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle), welche bald nach hinten stärker auswachsen als die Darmanlage (Fig. 715 *B*). Während des ganzen Larvenlebens bleibt der Darmkanal geschlossen und werden die Anlagen der Mund- und Afteröffnung vermisst. Indem die Cölomsäcke den Mitteldarm vollständig umwachsen, legen sich ihre Wandungen in späteren Stadien zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums an einander.

Der Embryo wächst zunächst etwas in die Länge und schnürt sich durch eine auftretende Ringfurche in zwei Parthien ab. Bald darauf theilt sich die vordere Körperparthie durch das Auftreten einer neuen

---

[1]) Bei gewissen fossilen Formen scheint die gesammte Entwicklung innerhalb dieser Bruttaschen oder wenigstens in der Mantelhöhle des Mutterthieres abgelaufen zu sein. Darauf deutet eine Beobachtung von Suess, welcher im Innern von fossilen Stringocephalen ganz junge Schälchen eingeschlossen fand. (Vgl. Zittel No. 17.)

Ringfurche wieder in zwei Abschnitte, so dass der Körper nun im Ganzen aus drei nicht ganz gleich grossen Abschnitten (Fig. 715 *B*) besteht [1]). Man hat dieselben vielfach als Segmente bezeichnet, doch werden wir sehen, dass dieselben mit wahrer Segmentirung nichts zu thun haben; wir wollen deshalb für dieselben die Ausdrücke Kopf-, Thorax- und Pedalregion einführen. Letztere wurde von Kowalevsky als Caudalsegment bezeichnet. Sie enthält von inneren Organen nur die nach hinten verlängerten Cölomsäcke (Fig. 715 *B*), während der Mitteldarm den beiden vorderen Regionen angehört.

Aus der Kopfregion entwickelt sich später der schirmförmige, mit einem Wimperkranz umgebene Kopfabschnitt der Larve (Fig. 716), an dessen Scheitel wir vier symmetrisch gestellte Augenflecken erkennen, von denen das dorsale Paar zuerst auftritt. An der Thoraxregion macht sich bald eine nach hinten anwachsende Duplicatur (*m*) bemerkbar; dieselbe, anfangs ringförmig und dann in einen dorsalen und ventralen Lappen getheilt, muss als Anlage der beiden Mantellappen gedeutet werden; wir bezeichnen sie als Mantelfalte. An ihrem ventralen Theile treten zwei Paare provisorischer Borstenbündel (*b*) auf. Sie umschliesst in der Larve die Pedalregion beinahe vollständig. Aus letzterer geht der Stiel des ausgewachsenen Thieres hervor.

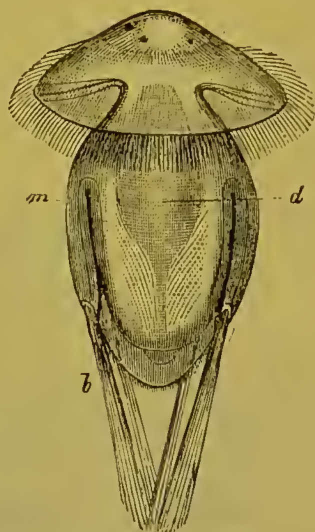


Fig. 716. Freischwärmende Larve von Argiope (nach Kowalevsky, aus Gegenbaur).
b Borsten, *d* Mitteldarm, *m* Mantel.

Die Eier von Thecidium, welche sich durch verhältnissmässige Grösse auszeichnen, gelangen, nachdem sie die Oviducte verlassen haben, in eine als mediane Einstülpung des ventralen Mantellappens sich entwickelnde Bruttasche, in welche zwei Cirren des Tentakelkranzes hineinhängen. An diesen werden die Eier mittelst feiner Filamente befestigt (vgl. Phoronis). Die Furchung ist auch hier eine totale und äquale; doch ist die Furchungshöhle von Anfang an von geringer Ausdehnung. Es erfolgt nun keine Einstülpung des Blastoderms, sondern das zweite embryonale Blatt entsteht „durch einfache und ungleichmässige Abscheidung seiner Zellen von den Zellen des Blastoderms", also wahrscheinlich auf dem Wege der polaren Einwucherung. Bald ist die ganze Furchungshöhle von Zellen des primären Entoderms erfüllt. Diese ordnen sich in drei Zellmassen, in deren Innerem bald je ein Spaltraum auftritt. Der mittlere dieser drei Theile wird zum Mitteldarm, die seitlichen stellen die Cölomsäcke dar, so dass nun ein Stadium entstanden ist, welches dem oben für Argiope beschriebenen völlig gleicht. Auch die weitere Entwicklung stimmt überein. Es macht sich zunächst eine Streckung des Embryos und eine

---

[1]) In Bezug auf den Ursprung des mittleren Körperabschnittes sind die Angaben nicht übereinstimmend. Wenn wir dem Referat von Hoyer (No. 7) folgen, so schnürt sich derselbe vom vorderen Körperabschnitt des zweitheiligen Embryos ab. Hiermit stimmen die Angaben Shipley's für Argiope und Lacaze-Duthiers' für Thecidium. Dagegen referiren Oehlert und Deniker (No. 9) nach Kowalevsky: „Le segment médian s'est probablement formé par la division du segment caudal." Es ist nicht zu verkennen, dass diesem Punkt eine gewisse Wichtigkeit zukommt.

Theilung desselben in quere Abschnitte geltend. Nach LACAZE-DUTHIERS entsteht hierbei der mittlere Abschnitt durch Abschnürung von der vorderen Hälfte. Später trennt sich die vorderste Parthie der cephalischen Region durch eine Ringfurche ab, so dass die bewimperte Larve schliesslich aus vier durch Ringfurchen getrennten Körperabschnitten zusammengesetzt ist.

b. Metamorphose.

Unsere Kenntniss der Metamorphose weist noch beträchtliche Lücken auf und beruht vornehmlich auf den Mittheilungen MORSE's für Terebratulina, und KOWALEVSKY's für Argiope und Thecidium. Die Festheftung der Larve, deren Gestalt in Kurzem oben geschildert ist, vollzieht sich mit dem hinteren Körperpole mittelst einer vom Pedalabschnitt abgesonderten Kittmasse. Nun schlägt sich die Mantelfalte nach vorne (Fig. 717 *F*—*K*, 718 *A*), so dass sie bald das Kopfsegment vollkommen einhüllt. Die frühere Aussenfläche der Mantellappen wird nun zur Innenseite und umgekehrt. Es kommen auf diese Weise die Insertionsstellen der vier larvalen Borstenbündel an die Innenfläche des Mantels zu liegen (Fig. 718). Die Borsten fallen nun bald ab (Fig. 719) und werden später

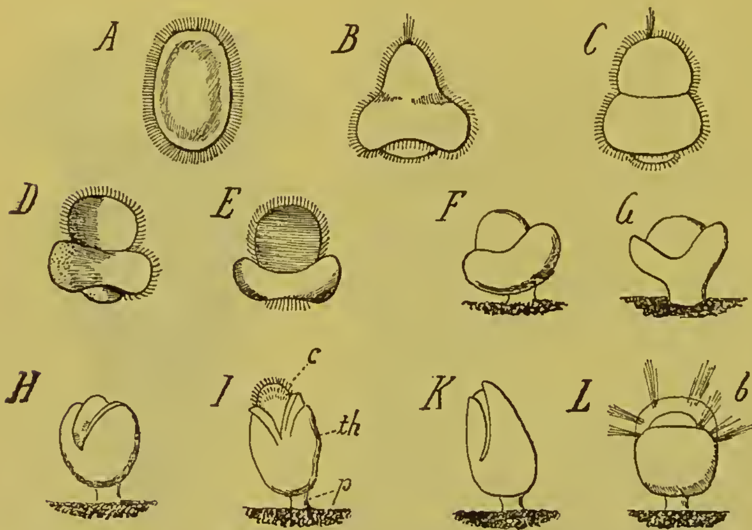


Fig. 717. Stadien der Festsetzung und Metamorphose von Terebratulina (nach MORSE).
b provisorische Borstenbündel, *c* cephalischer Abschnitt, *th* Thoraxabschnitt, *p* Peduncularabschnitt des Körpers.

bei jenen Formen, denen im ausgebildeten Zustande ein Borstenbesatz des Mantelrandes zukommt, durch die definitiven Borsten ersetzt. Bei Argiope fehlen die letzteren. Bald bilden sich nun an der Aussenfläche der Mantellappen durch cuticulare Ausscheidung die beiden Schalenklappen. Die Pedalregion der Larve geht in den Stiel des ausgewachsenen Thieres über, und zwei mächtige, schon in der Larve (Fig. 718 *B*) hier kenntliche Muskelgruppen wandeln sich in die ventralen Stielmuskeln um. Bei Liothyrina und Terebratulina findet sich auch ein Paar dorsaler Stielmuskeln in der Larve. Die zwei Paare von Muskeln, welche an den Borstenbündeln endigen, werden zu den Adductoren der Schalen. Jenes Paar von Muskeln, welches in Figur 718 *B* dem Hinterende des Verdauungstractes seitlich anliegt, stellt die Anlage der Divaricatoren dar. Dasselbe theilt sich später in ein Paar dorsaler und ein Paar ventraler Divaricatoren.

Am dunkelsten sind die Umwandlungen, welche der Kopfabschnitt der Larve durchmacht. Wenn wir die Metamorphose von Phoronis zum

Vergleich heranziehen wollten, so würden wir erwarten, dass aus demselben bloss die epistomartige Hautfalte über dem Munde und das obere Schlundganglion hervorgehen würden (vergl. das Schema Fig. 720). Dagegen scheint es nach den Angaben Kowalevsky's, dass im Bereich des Kopflappens, welcher mit seinen Augenflecken noch eine Zeit lang im Innern der festgesetzten Larve kenntlich ist (Fig. 718 *B*), die Anlage des Oesophagus durch Einstülpung des Ectoderms (Fig. 719 *A*, *oe*) sich herausbildet. Es würde hieraus sich ergeben, dass wir dem an dem Kopfschirm der Larve umlaufenden Wimperreifen eine postorale Lagerung zuerkennen müssten. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, vielmehr mit Rücksicht auf die dorsale Lagerung der Lophophoranlage wahrschein-

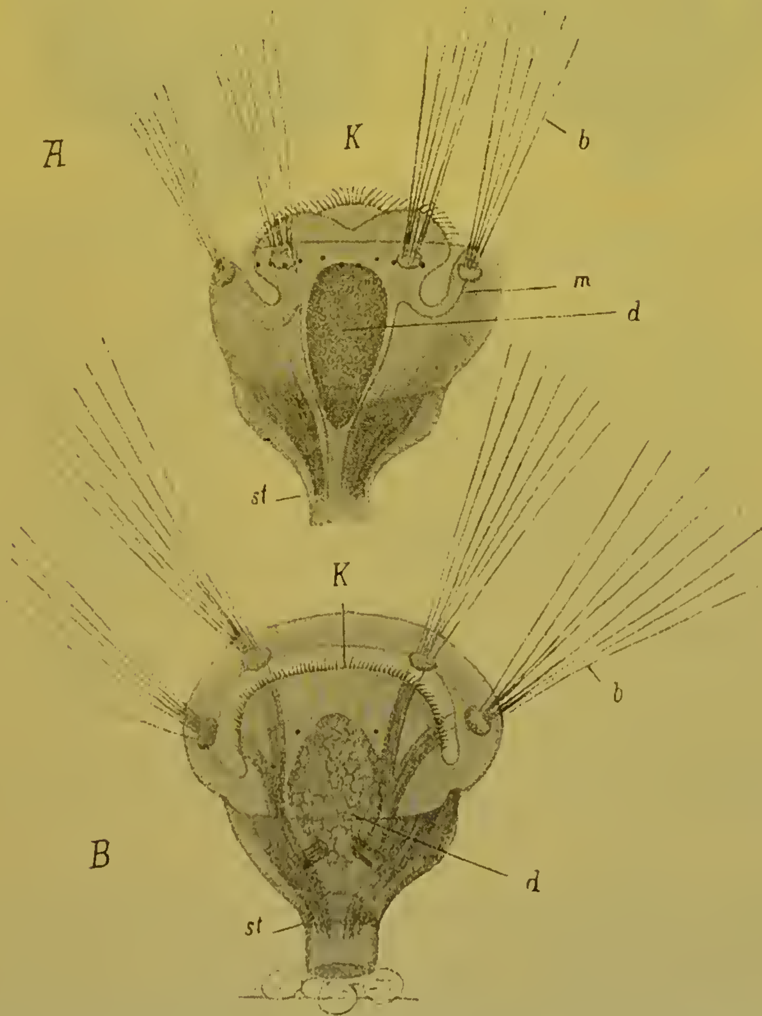


Fig. 718. Zwei Stadien der Metamorphose von Argiope (nach Kowalevsky) *b* provisorische Borsten, *d* Mitteldarm, *k* Kopflappen, *m* Mantelfalte, *st* Stiel.

lich, dass schon vor dem Auftreten der Oesophaguseinstülpung an dem Kopflappen der festgesetzten Larve sich gewisse Lageverschiebungen geltend gemacht haben, durch welche die ursprünglichen Verhältnisse abgeändert wurden (vergl. Fig. 720).

Die Anlage des Lophophors (Fig. 719 *A*, *t*) entsteht in der Form einer ungefähr kreisförmigen Verdickung an der Innenfläche des dorsalen Mantellappens. Da der Mund später im Lophophor eingeschlossen ist,

so muss diese kreisförmige Verdickung den Kopflappen ventralwärts umgreifen. Bald machen sich die ersten Tentakelanlagen (*t*) in der Form von vier Vorwulstungen erkennbar. In späteren Stadien wachsen dieselben zu hohlen Schläuchen (Fig. 719 *B*) aus, während die Zahl der

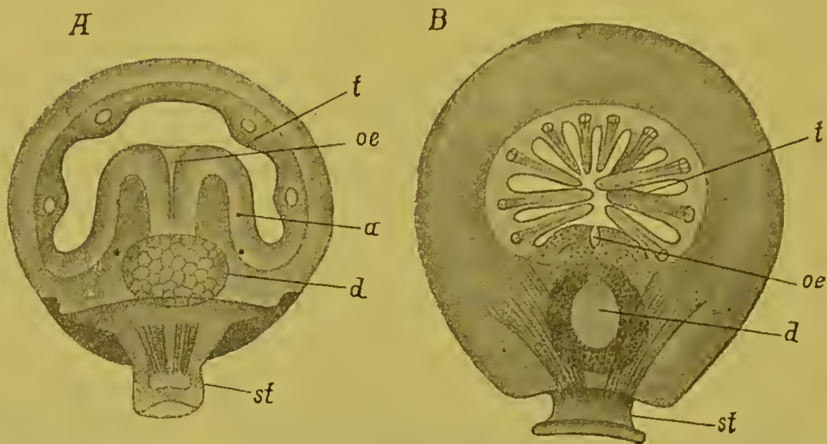


Fig. 719. Zwei weitere Entwicklungsstadien von Argiope (nach Kowalevsky *a* Augenflecken, *d* Mitteldarm, *oe* Oesophagus, *st* Stiel, *t* Tentakelanlagen.

Tentakel durch neuhinzukommende vermehrt wird, und zwar entspricht die Stelle der Tentakelknospung dem vordersten oder distalen Theile des Lophophors, welcher in späteren Stadien dessen dorsale Parthie darstellt.

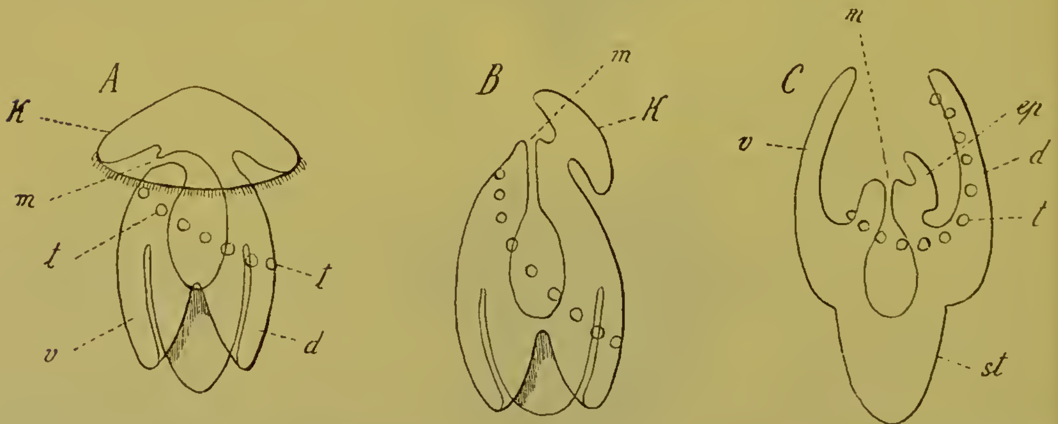


Fig. 720. Hypothetisches Schema der Brachiopoden-Metamorphose zum Vergleiche mit Actinotrocha.

A Freischwimmende Larve. Hier ist die Mundöffnung *m* eingezeichnet, obgleich sie in Wirklichkeit in diesem Stadium noch nicht vorhanden ist. Die hier gezeichnete Lage derselben unter dem Kopflappen *k* entspricht nicht den Angaben Kowalevsky's. Auch die Tentakelknospen sind in Wirklichkeit in diesem Stadium noch nicht vorhanden.

B Ein construirtes Uebergangsstadium.

C Junger Brachiopode nach dem Hervorklappen der beiden Mantellappen. Aus dem Kopfschirm *k* ist das Epistom hervorgegangen. Die Reihe der Tentakelknospen *t* gehört zum grössten Theil der dorsalen Mantelklappe an.

d dorsaler Mantellappen, *ep* Epistom, *k* Kopflappen, *m* Mund, *st* Stiel, *t* Tentakelknospen, *v* ventraler Mantellappen.

Es möchte anfangs wunderbar erscheinen, dass die Tentakel an der Innenseite des dorsalen Mantellappens sprossen. Wenn man jedoch die

freischwimmende Larve betrachtet, an welcher die letztere noch als Aussenseite des Thoraxabschnittes fungirt, so wird man sich überzeugen, dass der Tentakelkranz hier eine ähnliche postorale Lagerung einnimmt, wie an der Actinotrocha. (Vergl. das Schema Fig. 720 *t*).

Die späteren Umbildungen des Lophophors sind vor Allem von MORSE an Terebratulina verfolgt worden. Hier hat derselbe ursprünglich eine kreisförmige Gestalt. Später buchtet sich jedoch der vordere Rand dieses kreisförmigen Tentakelträgers nach innen aus. Hier in dieser Einbuchtung findet dicht neben der Medianebene die Anbildung neuer Tentakel statt. Der so hufeisenförmig (Fig. 721) gewordene Tentakelapparat ähnelt um so mehr dem von Phoronis und den Phylactolämen, als sich auch hier eine dorsale Falte (Armfalte) über dem Munde bemerkbar macht (*e*), welche als Epistom in Anspruch genommen werden muss und sich in späteren Stadien nach der ganzen Länge der Tentakelreihe fortsetzt. Der Mund (*m*) liegt in einer zwischen der Tentakelreihe und dieser Falte sich ausdehnenden bewimperten Rinne, welche sich auf

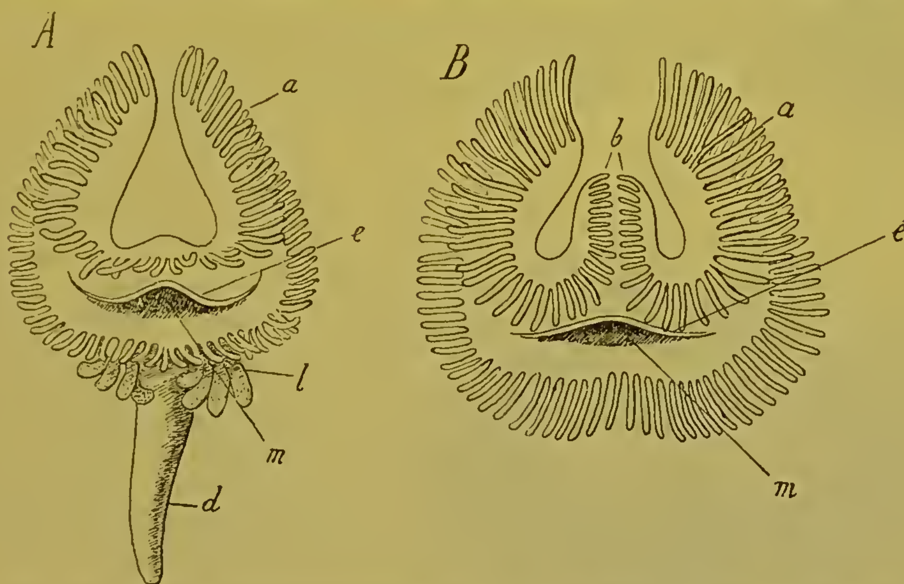


Fig. 721. Zwei Entwicklungsstadien des Lophophors von Terebratulina septentrionalis (nach MORSE).
a äussere, *b* innere Arme, *d* Darmkanal, *e* Epistom, *l* Leberanhänge, *m* Mund.

die Arme als Branchialrinne fortsetzt. Aus den beiden Fortsätzen des hufeisenförmigen Lophophors entwickeln sich die seitlichen grossen Arme des ausgebildeten Thieres, während die kleinen, spiralig eingerollten, inneren Arme (*b*) erst später in der dorsalen Einbuchtung hervorwachsen. Die Details der Entwicklung des Lophophors in späteren Stadien müssen bei der verschiedenartigen Gestaltung des ausgebildeten Organs bei den einzelnen Formen verschieden sein; doch ist hierüber bisher noch nichts Genaueres bekannt geworden.

Bei Argiope behält der Lophophor die einfache ursprüngliche Hufeisenform zeitlebens bei. Diese Form, sowie Thecidium weist auch insofern primäre Verhältnisse auf, als die Verbindung der Arme mit der dorsalen Mantelduplicatur hier ständig erhalten bleibt.

Hinsichtlich der äusseren Formveränderungen der festsitzenden Larve sei noch erwähnt, dass nach MORSE die jüngsten Stadien von Terebratu-

lina septentrionalis sehr an die Gestalt der Schale von Megerlia und Argiope erinnern. Später entwickelt sich ein Stadium, welches durch die flachgedrückten, länglichen Schalenklappen und den langen Stiel eine auffallende Aehnlichkeit mit Lingula aufweist, und dies führt endlich zur ausgebildeten Form über.

Ueber die Organentwicklung sind im Einzelnen bisher kaum andere als selbstverständliche Details bekannt geworden. Die Gliederung des Darms in einzelne Abschnitte, das Hervorsprossen der Leberschläuche als seitliche Divertikel des vorderen Darmabschnittes (Fig. 721 *A*, *l*) gehören hierher; ebenso die hauptsächlich für Lingula verfolgte Entwicklung des Nervensystems aus Verdickungen des Ectoderms. Der ursprüngliche Zusammenhang des Centralnervensystems mit dem Ectoderm bleibt bei den verschiedenen Formen der Brachiopoden wie bei Phoronis zeitlebens erhalten.

II. Ecardines.

Ueber die Embryonalentwicklung der Ecardines ist noch Nichts bekannt geworden. Man kennt nur die pelagischen Larven und die jüngsten festsitzenden Stadien. Diese unsere Kenntniss der Metamorphose beruht auf Notizen von F. Müller und McCrady sowie auf den Untersuchungen von Brooks über Lingula (No. 5). Was uns an der Metamorphose dieser Gruppe zunächst auffällt, ist, dass die pelagischen Larven auf einer sehr vorgerückten Stufe der Entwicklung stehen, welche bei den Testicardines erst nach der Festsetzung erreicht wird.

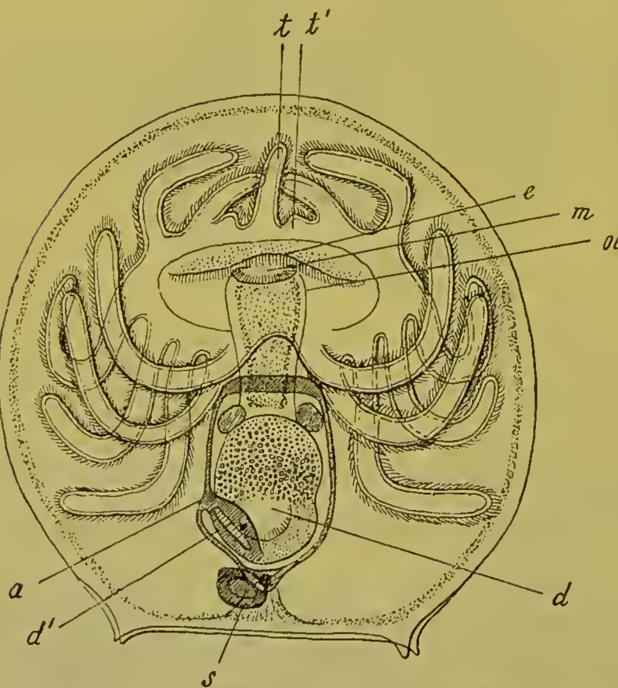


Fig. 722. Lingula-Larve (nach Brooks). *a* After, *d* erweiterter vorderer Darmabschnitt, *d'* engerer Endtheil des Darms, *e* Epistom, *m* Mund, *oe* Oesophagus, *s* Stielanlage, *t* unpaarer Tentakel, *t'* jüngste Tentakelknospen.

Die jüngste von Brooks beobachtete Larve von Lingula war bereits in zwei flachen, rundlichen Schalenklappen eingeschlossen, welche nicht mit einander articulirten, sondern mit ringsum freiem Rand das Thierchen von der Dorsal- und Ventralseite bedeckten (Fig. 723 *s* u. *t*). Der vordere Theil der Mantelhöhle ist von dem scheibenförmigen, mit Tentakeln besetzten Lophophor eingenommen (Fig. 722 und 723), in dessen Centrum man die Mundöffnung (Fig. 722 *m*) und eine dieselbe überdeckende Epistomfalte (*e*) erkennen konnte. An dem Lophophor ist das Vorhandensein eines dorsalen, unpaaren Tentakels (*t*) auffällig, zu dessen Seiten die jüngsten, neuangelegten Tentakel sprossen (Fig. 722 *t'*). Der wenig umfangreiche

eigentliche Leib des Thieres lässt in seinem Innern die nicht geräumige Leibeshöhle, den Darmkanal (*d*) und einige Muskelgruppen erkennen. Von letzteren bemerken wir zunächst ein Paar neben dem Oesophagus (*oe*) gestellter und ein im hinteren Abschnitt gelegenes unpaares Muskelbündel, welche sich von Schale zu Schale erstreckt. Der Darmkanal zerfällt anfangs in den gekrümmten Oesophagus (*oe*), einen erweiterten Magenabschnitt (*d*), an welchem sich bald die Leberausstülpungen erkennen lassen, und einen hinteren intestinalen Fortsatz (*d'*), der sich nach vorne herumkrümmt und an der rechten Körperseite mit der Leibeswand verschmilzt, woselbst der Durchbruch der Afteröffnung stattfindet (Fig. 722 *a*).

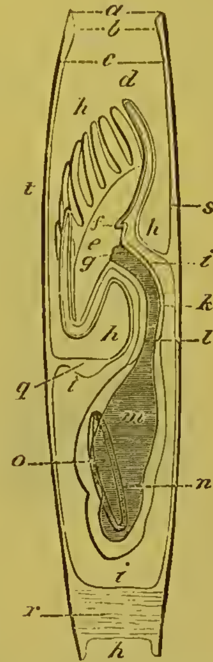


Fig. 723. Schematischer Medianschnitt durch die Lingula-Larve (nach Brooks aus Balfour's Handbuch).
a Ende der Schalenklappen, *b* verdickter Mantelrand, *c* Manteldupplicatur, *d* dorsaler medianer Tentakel, *e* Lophophor, *f* Epistom, *g* Mund, *h* Mantelhöhle, *i* Leibeshöhle, *k* Schlundwand, *l* Oesophagus, *m* Leberabschnitt des Magens, *n* Darmabschnitt des Magens, *o* Enddarm, *q* ventrales Ganglion, *r* hinterer Muskel, *s* dorsale, *t* ventrale Schalenklappe.

Weiterhin ist an den jüngsten Lingulalarven der vollständige Mangel des Stielrudiments und das Vorhandensein einer merkwürdigen, unter der dorsalen Schalenklappe gelegenen, halbkreisförmigen Skeletplatte auffällig, welche mit der dorsalen Schalenklappe in Verbindung steht. An der von Fritz Müller geschilderten, vielleicht zu Crania gehörigen Larve (Fig. 724) war das Vorhandensein von fünf Paaren starker provisorischer Borsten zu bemerken, mit deren Hülfe die Larve unter seitlichen Bewegungen der Schalenklappen zu kriechen im Stande war. Beim Schwimmen sind die Schalenklappen geöffnet und der Lophophor wird weit aus der Schale vorgestreckt, so dass die Schwimmbewegung durch die Cilien der Tentakel bewerkstelligt wird.

Die Anlage des Nervensystems ist in Form eines Schlundrings zu erkennen, welcher den Oesophagus umgibt und an welchen eine ventrale Ganglion-Verdickung, zwei seitlich gelegene Ganglien und zwei dorsale Otolithenblasen zu erkennen waren. Auch an der Larve von Fritz Müller (Fig. 724) wurden paarige Augenflecken (*a*) und Gehörblasen (*o*) beobachtet. Diese Sinnesorgane werden dann im weiteren Verlaufe der Metamorphose rückgebildet.

Es entsteht nun am hinteren Körperende das bald zu beträchtlicher Länge auswachsende Stielrudiment, mittelst dessen die Festhefung der Larve erfolgt. Im Verlaufe der weiteren Metamorphose nimmt der Lophophor die definitive Gestalt an; es vollziehen sich charakteristische Formveränderungen der Schalenklappen, und die Mantelsinusse entstehen als hornförmige Divertikel, welche von der Leibeshöhle auswachsen, während sich am Mantelrande die definitive Borstenreihe bemerkbar macht.

III. Formveränderungen der Schalen.

Schon Morse hat auf gewisse Umwandlungen, denen die Schale von Terebratulina im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung unter-

liegt, hingewiesen, indem er darauf aufmerksam machte, dass dieselbe in gewissen Entwicklungsstadien die Gestalt einer Megerlia oder Argiope reproducirt (vgl. oben pag. 1239). Neuerdings ist die Umbildung der Schalen von Beecher (No. 1) nach allgemeinen Gesichtspunkten betrachtet worden. Beecher bezeichnet die erste, aus einer horn- oder chitinähnlichen, cuticularen Abscheidung bestehende Schalenanlage der eben metamorphosirten Larve als Protegulum. Die ursprünglichste und verbreitetste Form des Protegulums ist die einer halbkreisförmigen oder halbelliptischen Platte (Fig. 725 *p*) mit geradem Schlossrand, welcher der Länge nach der grössten Breite der Platte gleich kommt. Indessen kann die Gestalt des Protegulums in einzelnen Fällen bereits modificirt sein, indem die spätere Gestalt der Schale auf die Form des Protegulums verändernden Einfluss genommen hat. Nur in seltenen Fällen wird bei der in späteren Stadien durch Ablagerung neuer Schichten erzeugten Vergrösserung der Schale die ursprüngliche Gestalt des Protegulums beibehalten, so dass die Zuwachsstreifen dem Umriss des Protegulums parallel laufen. Ein solcher Fall wurde für Paterina (Obolus) labradorica beobachtet. Andere Formen (z. B. Orbiculoidea) durchlaufen ontogenetisch ein Paterina-ähnliches Stadium (Fig. 725 *A*).

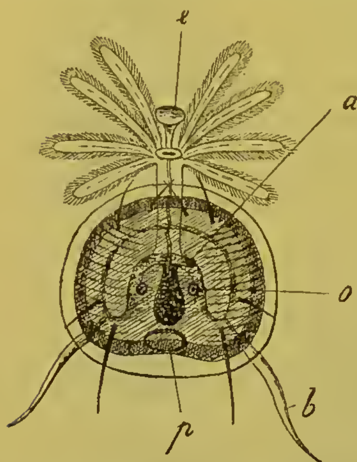


Fig. 724. Pelagische Brachiopodenlarve von Desterro, mittelst des vorgestreckten Lophophors schwimmend (nach F. Müller).
a Augenflecken, *b* provisorische Borsten, *e* Epistom, *o* Gehörbläschen, *p* innere Skeletplatte.

Die Veränderungen, welche die Schalenklappen in späteren Stadien durchlaufen, stehen in Zusammenhang mit der relativen Länge des Stieles, mit dem Neigungswinkel, welchen die Längsaxe des Thieres zur Unterlage aufweist, und dementsprechend mit der grösseren oder geringeren Beweglichkeit des Körpers. Auch die Verhältnisse der Insertion des Stieles sind für die Veränderung der Schalenform von Bedeutung. Während bei Lingula der Stiel in der Verlängerung der Hauptaxe des Körpers zwischen den hinteren Schalenenden hervortritt und dementsprechend beide Schalenklappen noch ungefähr gleiche Gestalt aufweisen, rückt in den meisten anderen Fällen die Insertion des Stieles immer mehr in den Bereich der ventralen Schalenklappe, und es kommt in Folge dessen bei fortschreitender Verkürzung des Stieles und entsprechend den innigen Beziehungen, welche die eine der beiden Schalenklappen zur Unterlage gewinnt, zu einer immer weiter gehenden heteromorphen Ausbildung der Schalenklappen.

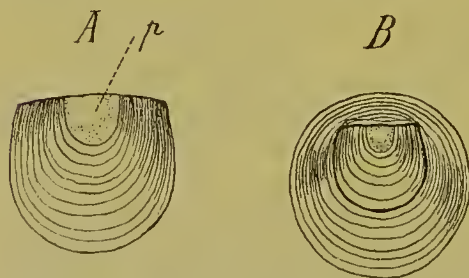


Fig. 725. Zwei Entwicklungsstadien der Schale von Orbiculoidea minuta (nach Beecher).
A Paterinastadium, *B* älteres Stadium. *p* Protegulum.

Im Allgemeinen zeigen Formen mit etwas längerem Stiele und verhältnissmässiger Beweglichkeit des Körpers langgestreckte und nach hinten

zugespitzte Schalenformen mit kurzem Schlossrande (Terebratulina). Eine Verkürzung des Stiels bringt das hintere Körperende in Contact mit der Unterlage. Es entwickeln sich dann breite Formen mit verlängertem Schlossrand (z. B. Argiope, Terebratella). Wenn, wie dies bei den Disciniden der Fall ist, die Lage des Körpers eine völlig horizontale wird, wobei die ventrale Schale auf der Unterlage aufruht und der Stiel aus einer nahe dem Centrum der ventralen Schalenklappe gelegenen Oeffnung hervortritt, so nähert sich die Schalenform der Gestalt einer kreisrunden Scheibe (Fig. 725 *B*). Es zeigt sich auch hier, wie bei den Anomien unter den Lamellibranchiaten, die Tendenz, in Folge der festsitzenden Lebensweise in der Gestalt der Schale den radiären Typus zum Ausdruck zu bringen. Bei den ostrea-ähnlich auf der Unterlage aufgewachsenen Formen (Thecidium, Crania) erreicht die Differenz in der Form beider Schalenklappen ihre höchste Ausbildung. Bei einer den Productidae zugehörigen Form (Proboscidella) verlängert sich die ventrale Schalenklappe durch Auswachsen des Stirn- und Seitenrandes zur Bildung einer (Aspergillum-ähnlichen) Kalkröhre. Diese Form ist vielleicht im Anschlusse an eine bohrende oder grabende Lebensweise entstanden zu denken.

In Bezug auf den Austritt des Stieles aus der Schale werden von Beecher vier verschiedene Typen unterschieden:

I. Atremata. Der Stiel tritt einfach zwischen den aus einander weichenden Hinterrändern beider Schalenklappen in der Richtung der Körperaxe hervor. Lingula, Obolus, Paterina.

II. Neotremata. Der Stiel entspringt der ventralen Schalenklappe und ist zur Körperaxe senkrecht gestellt. Derselbe liegt entweder in einem Ausschnitte der ventralen Klappe (Schizocrania) oder er wird durch weiteres Wachsthum der ventralen Klappe von derselben rings umgeben, so dass er dann durch eine subcentrale Oeffnung derselben heraustritt. Orbiculoidea, Discina, Acrothele. Dieser Gruppe schliesst sich vielleicht Crania an.

III. Protremata. Der Stiel entspringt in einer dreieckigen Deltidialspalte unter dem Wirbel der grossen Schale, welche entweder offen sein kann (Orthis, Tropidoleptus), oder durch ein Pseudodeltidium verschlossen wird (Orthisina, Leptaena, Strophomena, Chonetes, Strophaeodonta). Hierher auch die Thecidiidae.

IV. Telotremata. Der Stiel entspringt meist an dem Schnabel der Ventralklappe. Die Austrittsöffnung wird in der Regel von einem paarigen Deltidium umgeben. Hierher die Spiriferidae, Atrypidae, Rhynchonellidae, Stringocephalidae und Terebratulidae. In diesen Gruppen kommt ein verkalktes Armgerüst zur Entwicklung.

In Bezug auf die Entwicklung der als Pseudodeltidium und Deltidium unterschiedenen Verschlussstücke der Schnabelöffnung liegen bisher nur spärliche Beobachtungen vor. Beecher führt im Anschluss an die Beobachtungen Kowalevsky's an Thecidium die Entstehung des Pseudodeltidiums auf eine Skeletabscheidung des Stieles zurück. Wenn bei der Umwandlung der oben festgesetzten Larve die beiden Mantelklappen nach vorne umgeschlagen werden (Fig. 726 *A*) und die erste Schalenanlage (das Proteguluim) zur Abscheidung bringen (*ds* und *vs*) (vgl. oben pag. 1236), so bezeichnet jene Linie, um welche das Umklappen des Mantels stattgefunden hat, den Schlossrand (*s*) des Protegulums. Bei Thecidium bedeckt sich nun auch die Dorsalseite der Stielanlage mit einer Skeletabscheidung (*p*), welche in späteren Stadien

mit dem vorwachsenden Schnabel der ventralen Schalenklappe verwächst (Fig. 726 *B* und *C*), und zum Pseudodeltidium wird. Das echte Deltidium der Rhynchonellidae und Terebratulidae dagegen ist wahrscheinlich von umgeschlagenen Theilen des Mantels der ventralen Schalenklappe selbst herzuleiten.

Die beiden Schalenklappen sind bei ihrer ersten Anlage durch den zwischen ihnen hervortretenden Stiel vollständig von einander getrennt. Beide Klappen berühren sich zuerst an den äussersten Enden des gerade gestreckten Schlossrandes (vgl. die Fig. 722 pag. 1240), und hier kommen die ersten Anlagen der Schlosszähne zur Entwicklung. Dieselben haben schon hier jene Lage inne, welche sie zeitlebens beibehalten, nämlich zu beiden Seiten der ursprünglichen Schlossöffnung, also später neben dem Deltidium. Wenn sich der Schlossrand später seitlich über die Schloss-

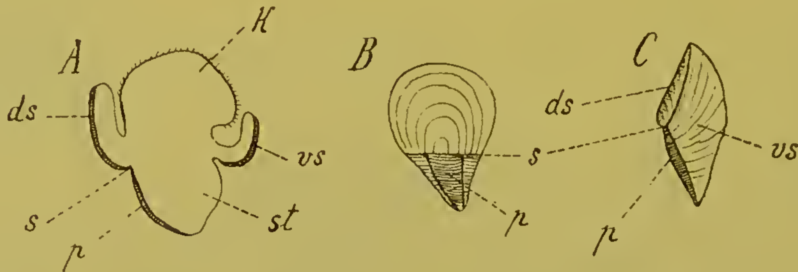


Fig. 726. Entwicklung des Pseudodeltidiums bei Thecidium mediterraneum (nach Beecher).

A metamorphosirte Larve von Thecidium mit den ersten Schalenanlagen (nach Kowalevsky).

B Ausgebildetes Thecidium von der Dorsalseite gesehen.

C Profilansicht desselben.

ds dorsale Schalenklappe, *k* Kopfabschnitt, *p* Pseudodeltidium, *s* Schlossrand *st* Stiel, *vs* ventrale Schalenklappe.

zähne hinaus verlängert, wie dies besonders bei Orthis, Spirifer und Strophomena der Fall ist, so ist dies die Folge secundärer Wachsthumsprocesse.

IV. Allgemeines.

Eine beträchtliche Schwierigkeit für die Auffassung der pelagischen Brachiopodenlarven, wie sie uns durch die für typisch geltende Argiope-Larve repräsentirt sind, liegt in dem Umstande, dass an derselben die Mund- und Afteröffnung fehlt, wodurch die Deutung der einzelnen Körperregionen eine unsichere wird. Wir sind geneigt, den Wimperkranz am Rande des Kopfabschnittes mit dem präoralen Wimperstreifen der Anneliden-Trochophora zu homologisiren, obgleich die Beobachtungen Kowalevsky's über die Entstehung des Oesophagus (vgl. oben pag. 1237) hiermit in Widerspruch zu stehen scheinen. Die Lage der Scheitelplatte würde durch die Augenflecken (und einen längeren Wimperschopf bei Terebratulina Fig. 717 *B* und *C*) am Scheitelpole der Larve angedeutet sein. Es würde somit der vordere Körperabschnitt Charaktere aufweisen, welche von der Trochophora übernommen sind, und er würde dem Kopflappen der Actinotrocha vergleichbar sein.

Hinsichtlich der Deutung des hinteren Körperabschnittes müssen wir die Larven der Bryozoen und von Phoronis zum Vergleiche heranziehen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Punkt, mit welchem die Festheftung vollzogen wird, bei Bryozoen und Brachiopoden identisch ist und dem hinteren Körperende der ausgebildeten Phoronis entspricht. Die Festsetzung der Brachiopodenlarve vollzieht sich nun mit dem hinteren Körperpole; der Pedalabschnitt der Larve geht in den Stiel des ausgewachsenen Thieres über. Hieraus ergibt sich, dass wir die Höhle, welche von der nach hinten vorragenden Mantelfalte der Brachiopodenlarve umschlossen wird, nur der Höhlung im Innern des sogenannten Saugnapfs der Bryozoenlarven homologisiren dürfen. Auch bei den Bryozoen kommt es vor, dass jene Stelle des Saugnapfs, mit welcher die Festheftung sich zunächst vollzieht, sich in die übrigen Theile des Saugnapfs zapfenartig einstülpt (vgl. die Larve von Bugula Fig. 695 *B*, pag. 1199). Dieser Zapfen würde dann direct dem Pedalabschnitt der Brachiopodenlarve entsprechen. Wir haben in dieser ganzen Bildung offenbar das Aequivalent des eingestülpten ventralen Schlauches der Actinotrocha vor uns. Die Mündung dieses Schlauches bei der Phoronislarve würde der Mündung der Mantelhöhle der Argiopelarve gleichzusetzen sein. Wir können demnach die Brachiopodenlarven unschwer mit einer Actinotrocha in späteren Stadien vergleichen, bei der die erwähnte schlauchförmige Einstülpung bereits angelegt ist. Der hauptsächlichste Unterschied zwischen beiden bezieht sich auf den vollständigen Mangel des analen Abschnittes bei der Brachiopodenlarve.

Die Metamorphose wird auch hier (wie bei Phoronis und den Bryozoen) eingeleitet mit der Ausstülpung jener früher eingeschlossenen Körperparthien, mit welchen die Festsetzung sich vollzieht.

Wenn sich demnach schon durch den Vergleich der Larvenformen die Zugehörigkeit der Brachiopoden zu dem näheren Verwandtschaftskreis von Phoronis und den Bryozoen ergibt, so wird durch einen Vergleich der anatomischen Verhältnisse der ausgebildeten Formen diese Ansicht über die Stellung der Brachiopoden im Allgemeinen bestätigt. Die Uebereinstimmung tritt besonders klar zu Tage bei Betrachtung des tentakeltragenden Lophophors bei Phoronis, den Phylactolämen und Brachiopoden. Auch bei letzteren findet sich ursprünglich die hufeisenförmige Anordnung des Lophophors, eine als Epistom zu bezeichnende Hautfalte (Fig. 727 *ep*) über dem Munde (Armfalte) und eine mit der übrigen Leibeshöhle in keiner Communication (?) stehende Lophophorhöhle. Als Aequivalent der eigentlichen Lophophorhöhle der Phylactolämen (Ringkanal der Gymnolämen) werden wir den sogenannten kleinen Armsinus (Fig. 727 *a*) der Brachiopoden in Anspruch nehmen dürfen, während der grosse Armsinus (*b*) vielleicht der Epistomhöhle entspricht[1]). Auf gewisse Unterschiede, welche in den Verhältnissen der Hohlräume in den Lophophorarmen der Brachiopoden und der phylactolämen Bryozoen vorherrschen, hat Blochmann (No. 4) hingewiesen. Dieselben beziehen sich hauptsächlich darauf, dass in Folge der Ausdehnung der Epistomhöhle (grosser Armsinus) bei den Brachiopoden die Lophophorhöhle derartig eingeengt wird, dass sie zu einem unter der Tentakelreihe hinlaufenden

[1]) Bei dem Vergleich des grossen Armsinus mit der Epistomhöhle der Phylactolämen werden wir berücksichtigen müssen, dass der grosse Armsinus — wie neuerdings Blochmann für Crania hervorgehoben hat — ein paariges, in der Medianebene über dem Oesophagus unterbrochenes Gebilde ist. Unser Medianschnitt Fig. 727 *B* stellt an den Spiralarmen die Verhältnisse dar, wie sie seitlich der Medianebene sich finden. Immerhin lässt das angeführte Schema unter der erwähnten Reserve die Uebereinstimmung des grossen Armsinus mit der Epistomhöhle erkennen.

Kanale reducirt erscheint (kleiner Armsinus), welcher dann an einem Querschnitte durch die Lophophorarme ebenso wie die Epistomfalte (Armfalte) zweimal getroffen erscheint. Immerhin werden wir uns diese Unterschiede sehr leicht als durch höhere Differenzirung aus dem bei den Phylactolämen erhaltenen einfacheren Typus entstanden erklären können.

Aus den Verhältnissen des Lophophors und der Lagerung des Epistoms ergibt sich, dass die als dorsal bezeichnete Schalenklappe thatsächlich der Lage nach der analen Körperseite der Bryozoen entspricht, obgleich wir aus der Krümmung des Darmkanals bei den Brachiopoden nicht auf diese Orientirung schliessen würden (Fig. 727 *B*). Wir müssen hier in Kurzem auf die Lage der Afteröffnung bei den Ecardines zurückkommen. Bei Lingula und Discina liegt der After

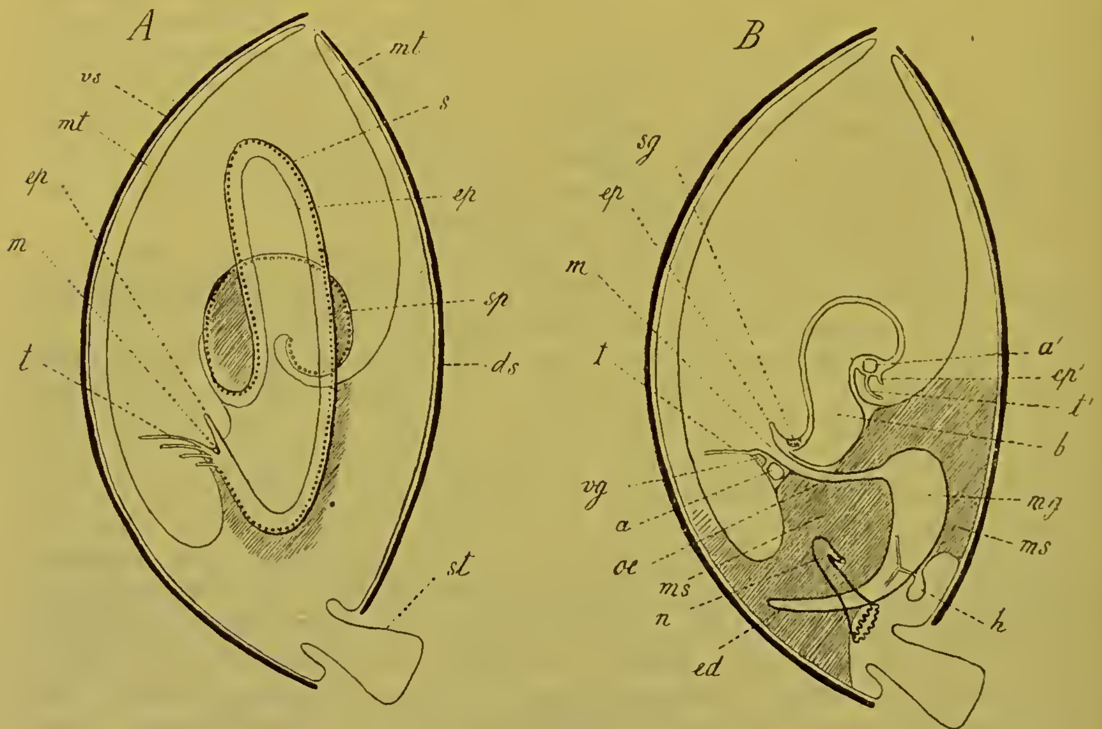


Fig. 727. Schema des Baues der Brachiopoden (Original nach Präparaten von Terebratella coriancia). Vgl. Fig. 691, pag. 1185 und Fig. 714, pag. 1227.

A Seitenansicht des Lophophors. Die Tentakel sind zum grössten Theil abgeschnitten gedacht.

B Medianschnitt. Die Spiralarme sind etwas seitlich geschnitten, um den grossen Armsinus zu zeigen.

a kleiner Armsinus, *a'* derselbe im dorsalen Durchschnitt, *b* grosser Armsinus (Epistomhöhle), *ds* dorsale Schalenklappe, *ed* Enddarm, *ep* Epistom (Armfalte), *ep'* dasselbe im dorsalen Durchschnitt, *h* Herz, *m* Mund, *mg* Magen, *ms* Mesenterium, *mt* Mantelduplicatur, *n* Nephridium, *oe* Oesophagus, *s* Seitenarme, *sg* supraösophageales Ganglion, *sp* Spiralarme, *st* Stiel, *t* ventraler Tentakel, *t'* dorsaler Tentakel, *vg* ventrales Ganglion, *vs* ventrale Schalenklappe.

auf der rechten Seite des Körpers, bei Crania — wie Joubin und Blochmann nachgewiesen haben — in der Medianebene am Hinterende des Körpers. Blochmann ist geneigt, hierin ein ursprüngliches Verhalten zu erblicken. Da wir jedoch mit Caldwell das hintere Körperende der Brachiopoden unter Berücksichtigung der Verhältnisse von Phoronis als

eigentlich der Ventralseite des Körpers angehörig betrachten, so möchten wir die Lage des Afters bei Crania auch als eine secundär abgeänderte auffassen. Im Allgemeinen ist der Darm bei den Brachiopoden im entgegengesetzten Sinne gekrümmt, wie bei den Bryozoen (vgl. Fig. 727 *B* und Fig. 714 pag. 1227). Auch die Ausmündungsstelle der Nephridien scheint bei den Brachiopoden eine Verlagerung nach der ventralen Richtung erlitten zu haben. Solche Lageverschiebungen einzelner Organe würden sich jedoch als Folge der Verpackung des Körpers zwischen die beiden Schalenklappen leicht erklären lassen. Wenn sich aus denselben gewisse Schwierigkeiten für den Vergleich der Brachiopoden mit den Phylactolämen und Phoronis ergeben, so sind doch im Allgemeinen die Uebereinstimmungen zwischen diesen Formen (speciell auch in Hinsicht auf die Verhältnisse der Leibeshöhle und des Nephridialsystems) so grosse, dass wir kaum an der näheren Verwandtschaft zwischen diesen Gruppen zweifeln können. Wir verweisen diesbezüglich auf die Ausführungen von Blochmann (No. 4).

Seit man mit Steenstrup erkannte, dass die Brachiopoden in keinen näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den zweischaligen Mollusken (Lamellibranchiaten) stünden, war man vielfach bemüht, in übermässiger Schätzung der übereinstimmenden Merkmale in Bezug auf die Verhältnisse der Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Nephridien die Brachiopoden in näheren Anschluss an die Anneliden zu bringen und sie womöglich als durch sedentäre Lebensweise umgewandelte Ringelwürmer aufzufassen. So bezeichnet sie Morse als „ancient cephalized Annelids“ und stellt ihnen die sedentären Polychäten (z. B. Serpula) als „modern cephalized Annelids“ gegenüber. Wir müssen deshalb noch kurz auf jene Charaktere eingehen, in denen man Spuren von Segmentirung zu erkennen glaubte.

Die Theilung der Larve in drei oder vier Körperabschnitte ist eine rein äusserliche und bezieht sich, so viel wir bisher wissen, nicht auf die Cölomsäcke. Schon Balfour hat darauf hingewiesen, dass das Gesetz des Auftretens der einzelnen Segmente bei den Brachiopodenlarven ein anderes ist, als bei den Anneliden. Bei letzteren werden die jüngstgebildeten Segmente am hinteren Körperende ausgebildet, während dieselben bei den Brachiopoden sich im vorderen Körpertheil abschnüren. Noch wichtiger scheint eine von Caldwell angestellte Ueberlegung. Wir können an Actinotrocha bemerken, dass die Hauptaxe der Larve eine andere ist, als die des ausgebildeten Thieres. Die Hauptaxe der Larve geht von der Scheitelplatte zur Afteröffnung. Sie entspricht der Hauptaxe der Trochophora und des aus der Trochophora sich entwickelnden Annelids. An der metamorphosirten Phoronis dagegen ist eine secundäre Hauptaxe aufgetreten, welche zu der primären der Actinotrocha senkrecht gestellt ist. Die Hauptaxe der Brachiopodenlarven nun entspricht der secundären Axe von Phoronis, sie verläuft von der Scheitelplatte zum Anheftungspunkt, welchen wir uns in der Mitte der eigentlichen Ventralseite gelegen denken müssen. Wenn daher in querer Richtung zu dieser Hauptaxe eine Gliederung sich geltend macht, so kann diese nicht mit der Segmentirung der Anneliden verglichen werden, weil letztere mit Rücksicht zu einer anderen Hauptaxe (der primären an Actinotrocha) orientirt ist. Man sieht an diesem Beispiel, wie der Vergleich mit Actinotrocha für die ganze Auffassung der Brachiopoden ungemein fruchtbar ist.

Wenn wir an dem Vergleich mit Phoronis und den Bryozoen festhalten, bei denen nur die kurze, zwischen Mund und After gelegene Linie

als dorsale Mittellinie anzuerkennen ist, so werden wir Caldwell beipflichten, dass bei den Brachiopoden beide Schalenklappen streng genommen der Ventralseite angehören, und dass auch hier der Festheftungspunkt an der Mitte der ventralen Seite gelegen ist.

Wir haben gesehen, dass an der Larve der Brachiopoden keine wirkliche Segmentirung zu erkennen ist. Ebenso verhält es sich mit den ausgebildeten Formen. Am meisten würde noch das Vorhandensein von zwei Paaren von Segmentalorganen bei Rhynchonella für eine Segmentirung sprechen. Doch wissen wir von den Anneliden, dass einem Körpersegment mehr als ein Paar von Segmentalorganen zukommen kann, so dass wir auf dieses Merkmal allein kein grosses Gewicht legen können. In ähnlicher Weise treten auch bei Phoronis australis zwei Paare von Nephridien auf (Benham).

Es spricht Manches dafür, dass wir in den Ecardines die ursprünglicheren Formen der Brachiopoden zu erblicken haben. Hier ist bei Lingula eine seitliche, bei Crania eine hinten in der Medianebene gelegene Afteröffnung erhalten. Der Stiel von Lingula soll häufig nicht angeheftet, sondern in eine Sandröhre eingesenkt sein, so dass auch nach dieser Hinsicht eine Aehnlichkeit mit Phoronis hervortreten würde.

Es sei hier noch erwähnt, dass einige Forscher nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Chätognathen und den Brachiopoden annahmen, so Bütschli (Zeitschr. f. wiss. Zool., 26. Bd. pag. 393, Anm.), O. und R. Hertwig (Cölomtheorie) und vor Allem Van Bemmelen (No. 2). Diese Annahme stützt sich auf die Uebereinstimmung der ersten Entwicklungsstadien, die Entstehung des Cöloms durch Abfaltung, die Anlage dreier Körpersegmente und auf jene anatomischen Merkmale, die sich in beiden Gruppen in Folge des typischen Enterocöliercharakters ergeben. Da diese Uebereinstimmungen jedoch auch auf Analogie begründet sein können, da die ausgebildeten Formen bei völlig differenter Lebensweise auch wesentliche Unterschiede des Baues erkennen lassen, und besonders der Kopfabschnitt in beiden Gruppen zu ganz verschiedenartiger Ausbildung gelangt, da ferner für die Brachiopoden durch die Uebereinstimmung ihrer Larve mit Actinotrocha der Anschluss an den Trochophoratypus erreicht erscheint, während für die Chätognathen ein solcher noch aussteht, so erscheint die Aufstellung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen beiden Gruppen noch mehr hypothetischer Natur. Jedenfalls würden wir für dieselben nur einen Zusammenhang der Wurzeln anerkennen können.

Litteratur.

1. **Beecher, C. E.** *Development of the Brachiopoda. American Journal of Science. Part. I. Vol. 41. 1891. Part. II. Vol. 44. 1892.*

2. **Van Bemmelen, J. F.** *Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardines. Jen. Zeitschr. für Naturw. 16. Bd. 1883.*

3. **Blochmann, F.** *Vorläufige Mittheilung über Brachiopoden. Zool. Anz. 8. Jg. 1885.*

4. **Blochmann, F.** *Ueber die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Archiv des Vereins der Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg. 46. Jg. 1892. Vgl. auch: Blochmann, F., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Jena. 1892.*

5. **Brooks, W. K.** *Development of Lingula. Chesapeake zoolog. Laboratory, Scientif. Results of the Session 1878. Baltimore.*

6. **Hancock, A.** *On the Organisation of Brachiopoda. Philos. Transactions. Vol. 148. 1858.*

7. **Kowalevsky, A.** *Entwicklung der Brachiopoden. Protokoll der ersten Sitzung der verein. Sectionen f. Anat. Phys. und Vgl. Anat. bei der Versammlung russ. Naturf. in Kasan 1873. (Russisch. Referat von Hoyer im Jahresb. f. Anat. und Phys. 1873.)*

8. **Kowalevsky, A.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachr. kais. Gesellsch. der Freunde der Naturerk. der Anthropol. und Ethnogr. Bd. 14. Moskau 1874. (Russisch. Ref. in Journ. Amer. Sc. and Arts. 1874.)*

9. **Kowalevsky, A.** *Observations sur le développement des Brachiopodes. Analyse par M. M. Oehlert et Denicker. Arch. de Zool. Expér. (2) 1. Bd. 1883.*

10. **Lacaze-Duthiers, H. de.** *Histoire de la Thecidie. Ann. Sc. Nat. (4) Vol. 15. 1861.*

11. **Morse, E. S.** *On the Early Stages of Terebratulina septentrionalis. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. II. 1871; auch in: Ann. Mag. Nat. Hist. (4) Vol. 8. 1871.*

12. **Morse, E. S.** *On the Embryology of Terebratulina. Mem. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. III. 1873.*

13. **Morse, E. S.** *On the Systematic Position of the Brachiopoda. Proceedings of the Boston Soc. Nat. Hist. 1873. Vol. 15.*

14. **Müller, F.** *Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Müller's Archiv für Anat. und Phys. 1860.*

15. **Müller, F.** *Die Brachiopodenlarve von Sta. Catharina. Zweiter Beitrag. Arch. für Naturgesch. 1861.*

16. **Shipley, A. S.** *On the structure and development of Argiope. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 4. Bd. 1883.*

7. **Zittel, K. A.** *Handbuch der Paläontologie. I. Bd. 1876—1880.*

Anhang.

Allgemeines über die Molluscoiden.

Schon HENRI MILNE EDWARDS (No. 11) hat 1844 auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Bryozoen und Brachiopoden hingewiesen und dieselben mit den Tunicaten zur Gruppe der „Molluscoiden" vereinigt. Später (1882) vereinigte CLAUS (No. 2) unter diesem Namen die Bryozoen und Brachiopoden als gesonderten Typus. Die nähere Vereinigung von Phoronis mit den Phylactolämen wurde besonders durch CALDWELL (No. 1) und E. RAY LANKESTER (No. 8) begründet. Beide Autoren sind geneigt, auch den Sipunculiden Beziehungen zu den genannten Gruppen zuzugestehen. Einen ähnlichen Standpunkt vertreten neuerdings EHLERS (No. 3) und ROULE (No. 12), welch letzterer Autor die Brachiopoden, Bryozoen und Phoronidea als eine Untergruppe der „Trochozoaires monomériques" betrachtet und entferntere Beziehungen derselben zu den Sipunculiden, Mollusken und Rotiferen vermuthet. ROULE legt vor Allem Gewicht auf die Trochophoracharaktere der Molluscoidenlarven. Wir haben uns der Ansicht HATSCHEK'S (No. 6) angeschlossen, welcher die Phoronidea, Bryozoa ectoprocta und Brachiopoda als Molluscoiden vereinigt, aber die Sipunculiden davon ausschliesst. Ebenso scheinen uns nach den bisher gewonnenen Erkenntnissen die Entoprocten im Anschluss an HATSCHEK von den Bryozoen und von den Molluscoiden überhaupt abzutrennen zu sein. Fernerhin wird man nach den neueren Untersuchungen an Cephalodiscus von MCINTOSH, HARMER (No. 10), SPENGEL (No. 13) und EHLERS (No. 3) und an Rhabdopleura von FOWLER (No. 4) auch diese Formen aus dem Kreise der Molluscoiden entfernen und wahrscheinlich als sedentäre Enteropneusten mit Balanoglossus vereinigen müssen.

Die Vereinigung der Phoronoidea, Bryozoa und Brachiopoda zu einer einheitlichen Gruppe gründet sich vor Allem auf die Uebereinstimmung der ausgebildeten Form, welche eine genauere Kenntniss des Baues derselben ergeben hat. Wir haben oben vielfach auf die übereinstimmenden Merkmale in der Anatomie der betreffenden Formen hingewiesen und beziehen uns auf die Schemata Fig. 691 pag. 1185, 714 pag. 1227 und 727 pag. 1246, an denen eine vergleichende Betrachtung sofort einen so einheitlichen Grundtypus erkennt, dass wir die Uebereinstimmung im Bau dieser Formen wohl nur auf Homologie beziehen dürfen. Die Molluscoiden sind mit einem echten Cölom versehen, einer Leibeshöhle, deren Räume von einem häufig flimmernden Plattenepithel ausgekleidet sind, und in denen der Darm durch Mesenterien (bei den Phylactolämen durch den Funiculus vertreten) suspendirt erscheint. Nur bei den Gymnolämen erleidet der Cölomatencharakter eine Einbusse, indem daselbst die Auskleidung der Leibeshöhle nicht mehr die Form eines Epithels aufweist, während bindegewebige Stränge des sogenannten Funiculargewebes die Leibeshöhle durchsetzen. Die Dorsalregion des Körpers erscheint verkürzt, Mund- und Afteröffnung des schlingenförmig

gekrümmten Darmkanals sind in Folge dessen — wie so häufig bei tubicoler oder sedentärer Lebensweise — einander genähert. Ueber die abweichende Lage der Afteröffnung und die Krümmungsverhältnisse des Darmkanals bei den Brachiopoden vergl. pag. 1246. Zu den typischsten Merkmalen der Molluscoiden gehört die Art der Ausbildung der Kopfregion: das Vorhandensein eines hufeisenförmigen, tentakeltragenden Lophophors, welchem ein eigener, abgetrennter Theil der Leibeshöhle, die sogenannte Lophophorhöhle (Ringkanal der Gymnolämen, kleiner Armsinus der Brachiopoden) entspricht, und der Besitz einer über dem Munde gelegenen Falte (Epistom), in welche sich ein anderer Theil der Leibeshöhle (die Epistomhöhle, grosser Armsinus der Brachiopoden) fortsetzt. Die Beziehungen der genannten Theile der Leibeshöhle unter einander und zur unteren, den Darm bergenden Cavität sind zum Theil noch nicht völlig klargestellt. Als Centrum des Nervensystems kann ein über dem Schlunde gelegenes Ganglion angesehen werden, welches allerdings bei den Brachiopoden an Masse gegen das ventrale Ganglion zurücktritt. Die Excretionsorgane sind durch ein Paar von Nephridien vertreten, welche gleichzeitig die Ausleitung der Geschlechtsproducte besorgen. (Bei Phoronis australis und bei Rhynchonella erscheint das Nephridienpaar verdoppelt; über die Excretionsorgane der Bryozoen vergl. das oben pag. 1226 Gesagte.)

Wenn so die Uebereinstimmung der anatomischen Verhältnisse bei den ausgebildeten Formen der verschiedenen Molluscoiden-Gruppen eine sehr weitgehende ist, so tritt diese Uebereinstimmung an den Larvenformen und deren Metamorphose weniger deutlich zu Tage. Immerhin werden wir Gewicht auf die Thatsache zu legen haben, dass bei den Larven in den drei hier zu unterscheidenden Typen (Actinotrocha, Bryozoen- und Brachiopodenlarve) ein hinterer Körperabschnitt, mit welchem die Festsetzung der ausgebildeten Form erfolgt, anfangs im eingestülpten Zustande angelegt wird. Wir werden jene Einstülpung der Actinotrocha (Fig. 690 *C*, *iv* pag. 1183), aus welcher die Leibeswand des hinteren Körperabschnittes hervorgeht, mit der Saugnapfeinstülpung der Ectoprocten und dem in die Mantelfalte eingesenkten Pedalabschnitt der Brachiopodenlarven homologisiren dürfen. Halten wir an dieser Homologie fest, so werden wir wohl zur Erklärung der Metamorphose der Molluscoiden von der Actinotrocha als der ursprünglichsten Larvenform ausgehen müssen. Der Actinotrochatypus lehnt sich in entfernterer Weise an die Trochohoraform an, von welcher er sich hauptsächlich durch das Vorhandensein dines echten Cöloms unterscheidet. Wir haben oben (pag. 1228 und 1244) darauf hingewiesen, dass die Zurückführung der Bryozoenlarven und Brachiopodenlarven auf die Actinotrochaform derzeit noch gewissen Schwierigkeiten unterliegt. Man möchte wohl geneigt sein, das bei den Molluscoidenlarven im eingestülpten Zustande angelegte Hinterende des Körpers, mit welchem sich später die Festheftung vollzieht, mit dem Fusse der Mollusken zu vergleichen. Obschon die Lagebeziehungen einen derartigen Vergleich als zulässig erscheinen lassen, so scheinen uns doch für die Aufstellung einer derartigen Homologie bisher nicht genügende Gründe vorzuliegen.

Die Sipunculiden stimmen mit den Phoroniden durch manche merkwürdige Aehnlichkeiten des Baues überein, welche Uebereinstimmung sich aber wohl aus einer ähnlichen Lebensweise erklären lässt, ohne dass wir genöthigt wären, eine nähere Verwandtschaft beider Gruppen anzunehmen. Die Larve der Sipunculiden schliesst sich den Annelidenlarven

sehr nahe an und weist den echten Trochophoratypus auf, von welchem sich Actinotrocha und die übrigen Molluscoidenlarven einigermaassen entfernen. Vor Allem sei darauf hingewiesen, dass die Sipunculiden durch das Vorhandensein von zwei Urmesodermzellen, welche paarige Mesodermstreifen produciren, mit den Mollusken und Anneliden übereinstimmen, während bei den Molluscoiden die Entstehung des Mesoderms durch Abfaltung verbreitet ist. Am deutlichsten ist die Abfaltung der Cölomsäcke vom Urdarm bei den Brachiopoden zu erkennen; aber auch bei den Phylactolämen wird die Entwicklung des Cöloms in dieser Weise gedeutet werden müssen, und die Angaben von Caldwell über die Mesodermbildung bei Phoronis sind einer ähnlichen Auffassung günstig, mit welcher allerdings die Beobachtungen von Roule nicht übereinzustimmen scheinen. Wenngleich wir — wie wir oben (pag. 247) bei Besprechung der Chätognathen-Entwicklung ausgeführt haben — nicht geneigt sind, auf diese Differenzen in der Mesodermbildung grosses Gewicht zu legen, so musste doch hier darauf hingewiesen werden.

Die Verlagerung des Afters nach vorne und die hieraus resultirende Verkürzung der zwischen Mund und After gelegenen dorsalen Strecke vollzieht sich bei den Sipunculiden (vergl. oben pag. 241) nach einem anderen Typus, als bei Phoronis. Bei den Sipunculiden ist die Verlagerung des Afters eine Folge ganz allmählicher Wachsthumsveränderungen. Jene Einstülpung, aus welcher das hintere Körperende bei Phoronis hervorgeht, fehlt hier vollständig.

Vor Allem ist bei dem Vergleich zwischen Phoronis und den Sipunculiden auf den Umstand Gewicht zu legen, dass der in beiden Gruppen in der Umgebung des Mundes befindliche Tentakelkranz eine verschiedene Art der Entstehung aufweist und daher nicht als homolog betrachtet werden kann. Bei Phoronis dürfen wir diesen Tentakelkranz auf eine Lappenbildung im Bereiche des postoralen Wimperkranzes zurückführen. Bei der Sipunculuslarve dagegen hat nach Hatschek (No. 5, vergl. oben pag. 241) der postorale Wimperkranz mit der Entstehung der den Mund umgebenden Tentakel nichts zu thun. Letztere gehen aus lippenartigen Falten in der directen Umgebung des Mundes hervor. Der postorale Flimmerkranz der Sipunculuslarve liegt noch weiter nach hinten und entspricht dem vorderen Rande des Sphincters, welcher nach Zurückziehung der rüsselähnlichen vorderen Kopfparthie den Verschluss der entstandenen Einstülpungsöffnung bewerkstelligt (pag. 240, Fig. 159 *rm*).

Aus dem Gesagten scheint hervorzugehen, dass die Sipunculiden in keine näheren Beziehungen zu den Molluscoiden gebracht werden dürfen.

Da wir im Anschluss an Hatschek (No. 6) bei genauer Ueberlegung der aus der Entwicklungsgeschichte bekannt gewordenen Thatsachen nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Molluscoiden und den Entoprocten in Zweifel ziehen, so können wir uns der Anschauungsweise jener Forscher nicht anschliessen, welche den Bau und die Entwicklung von Pedicellina zur Erklärung der Verhältnisse der Molluscoiden herbeiziehen. Eine derartige Anschauungsweise wurde in neuerer Zeit von Barrois, Seeliger, Davenport und Ehlers vertreten. Unter diesen nähert sich Ehlers unserem Standpunkte, insofern auch er die Homologie des Tentakelkranzes der Entoprocten und der Ectoprocten in Abrede stellt. Hinsichtlich der Gründe, welche uns veranlassen, die Entoprocten aus dem Verwandtschaftskreise der Molluscoiden auszuschliessen, müssen wir auf das im nächstfolgenden Capitel (pag. 1263) Gesagte verweisen.

Vielfach wurden auch die merkwürdigen Genera Rhabdopleura und Cephalodiscus in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu den ectoprocten Bryozoen und zu Phoronis gebracht. Indessen haben die Untersuchungen von HARMER (No. 10), welche neuerdings von SPENGEL (No. 13)[1]) und EHLERS (No. 3) bestätigt werden, eine auffallende Uebereinstimmung der Organisation von Cephalodiscus mit Balanoglossus dargethan. Junge Knospen von Cephalodiscus lassen eine deutliche Sonderung des Körpers in drei hinter einander folgende Regionen erkennen, welche der Rüssel-, Kragen- und Rumpfregion von Balanoglossus zu vergleichen sind. Diesen Regionen entsprechen ebenso viele Abschnitte des Cöloms, von denen die Rüsselhöhle einen einfachen unpaaren Hohlraum darstellt, während die Kragen- und Rumpfhöhle je durch ein dorsoventrales Mesenterium in paarige Hälften getheilt wird. Im ausgebildeten Cephalodiscus beschränkt sich die Rüsselhöhle auf das Innere der epistomartig über dem Munde gelagerten mächtigen Mundscheibe. Dieser Hohlraum soll nach HARMER durch zwei, den vorderen Theil des Nervensystems durchbrechende Poren (Rüsselporen) sich nach aussen öffnen (Fig. 728 *ex*). Die genannten Poren würden dem Rüsselporus von Balanoglossus entsprechen, welcher auch paarig vorhanden sein kann (bei Balanoglossus Kupfferi nach BATESON). Nach EHLERS dagegen sollen die genannten Poren die Ausmündung eines besonderen Excretionsorganes darstellen, bestehend aus einem Kanal (vgl. unsere Abbildung), der in einen weiten, mit Epithel ausgekleideten Endabschnitt übergeht. Auch der zweite Leibeshöhlenabschnitt öffnet sich durch zwei Poren unter einer schürzenförmig hinter dem Munde herabhängenden, als Operculum bezeichneten Falte nach aussen (Kragenporen). Dieser Körperregion gehört zum grössten Theile das an der Dorsalseite in der Continuität des ectodermalen Epithels gelegene Centralnervensystem *(n)* an, welches mit seiner vorderen Parthie sich in die Rüsselregion fortsetzt. Zu beiden Seiten desselben entspringen je sechs, zweireihig gefiederte, an den Enden geknöpfte Tentakel (*t*), in welche die Kragenhöhle sich fortsetzt. Weiter nach hinten finden sich die Ausmündungen der paarigen säckchenförmigen Genitalorgane (*g*). Der Darmkanal bildet eine dorsalwärts eingekrümmte Schleife, so dass die Afteröffnung *(a)* weit nach vorne gerückt

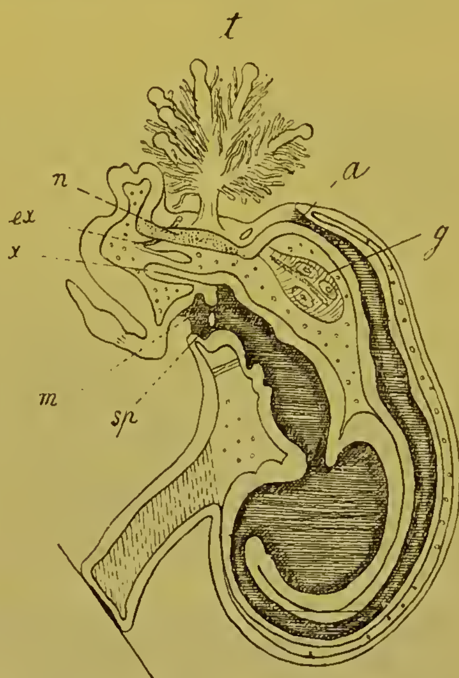


Fig. 728. Schematischer Medianschnitt durch Cephalodiscus (nach EHLERS unter Zugrundelegung von Figuren von McINTOSH und HARMER).

a After, *ex* Excretionsorgan, *g* Geschlechtsapparat, *m* Mund, *n* Nervensystem, *sp* Schlundspalte, *t* Tentakel, *x* Darmdivertikel (Notochord der Autoren).

---

[1]) Vgl. SPENGEL's Monographie der Enteropneusten pag. 753 ff. Herr Prof. SPENGEL hatte die Güte, uns eine Anzahl Zeichnungen nach seinen Präparaten von Cephalodiscus zur Ansicht mitzutheilen, aus denen im Wesentlichen die Richtigkeit der HARMER'schen Angaben zu ersehen ist.

erscheint. Der vorderste Abschnitt des Darmkanals weist ein Paar von seitlichen Kiemenspalten *(sp)* und ein dorsales, unter dem Nervensystem gelegenes und gegen die Rüsselregion sich erstreckendes Divertikel (*x*, Notochord) auf. Der Körper von Cephalodiscus ist gestielt. Doch kommt den Individuen innerhalb der von ihnen producirten gemeinsamen Skeletröhren eine freie Beweglichkeit zu, Die Verhältnisse der Knospung ähneln denen von Loxosoma. Neuere Untersuchungen von Fowler (No. 4) haben eine beträchtliche Uebereinstimmung von Rhabdopleura mit Cephalodiscus ergeben. Auch hier wurde das als Notochord bezeichnete Darmdivertikel, sowie ein Paar von Kragenporen aufgefunden, während Kiemenspalten und Rüsselporen nicht zu erkennen waren. Nach Allem scheint es, dass die genannten Genera in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu Balanoglossus stehen, während eine Verbindung mit Phoronis und den Bryozoen sich nicht beweisen lässt, da — wie bereits Lang (No. 7) ausführte — die Uebereinstimmungen im Bau mit diesen Formen sich ungezwungen als Folgen einer ähnlichen Lebensweise deuten lassen.

Litteratur.

1. **Caldwell, W. H.** *Preliminary note on the structure, development and affinities of Phoronis. Proc. R. Soc. London. Vol. 34. 1882—1883.*
2. **Claus, C.** *Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl. Marburg. 1882. 2. Bd. pag. 89.*
3. **Ehlers, E.** *Zur Kenntniss der Pedicellineen. Abh. k. Gesellsch. Wissensch. Göttingen. 36. Bd. 1890.*
4. **Fowler, G. H.** *The Morphology of Rhabdopleura Normanni Allm. Festschrift für R. Leuckart. Leipzig. 1892.*
5. **Hatschek, B.** *Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*
6. **Hatschek, B.** *Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888. 1. Lieferung. pag. 40.*
7. **Lang, A.** *Zum Verständniss der Organisation von Cephalodiscus dodecalophus M'Int. Jen. Zeitschr. f. Nat. 25. Bd.*
8. **Lankester, E. Ray.** *Artikel: Polyzoa in: Encyclopaedia Britannica. 9. Edition. 1885. Part. 73. pag. 429 ff.*
9. **Lankester, E. Ray.** *Rhabdopleura. Quart. Journ. Micr. Science (2) 24. Bd. 1884.*
10. **McIntosh, W.** *Report on Cephalodiscus dodecalophus etc. Challenger Reports. Vol. 20. 1887. Mit einem Appendix von S. F. Harmer.*
11. **Milne-Edwards, H.** *Recherches anatomiques, physiologiques et zoologiques sur les Polypiers de France. 1841—1844.*
12. **Roule, L.** *Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sc. Nat. (7). Tom. 11. 1891.*
13. **Spengel, J. W.** *Monographie der Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Derzeit im Druck.*

XXXIV. Capitel.

ENTOPROCTA.

Die kleine, aber durch mannigfache Eigenthümlichkeiten interessante Gruppe der Entoprocten wurde bisher gewöhnlich mit den ectoprocten Bryozoen vereinigt. Doch kommt ihr wohl eine mehr selbstständige Stellung zu. Von den hierher gehörigen Formen sind Pedicellina, sowie die nahe sich anschliessenden Genera, wie Pedicellinopsis, Ascopodaria, Barentsia etc., ferner Urnatella stockbildend, während die an Loxosoma gebildeten Knospen nicht mit dem Mutterthier vereinigt bleiben, sondern sich loslösen, so dass hier stets nur solitäre Individuen im ausgewachsenen Zustande angetroffen werden.

Die Embryonalentwicklung von Pedicellina ist, wenn wir von älteren Angaben absehen, hauptsächlich durch die Untersuchungen von Hatschek (No. 6) bekannt geworden. Ueber die Entwicklung von Loxosoma liegen neuere Mittheilungen von S. F. Harmer (No. 4) vor, die in ihren Resultaten im Wesentlichen mit den von Hatschek gewonnenen übereinstimmen.

Die Eier von Pedicellina werden noch im Ovarium befruchtet. Die Embryonalentwicklung vollzieht sich innerhalb des zu einem Brutraum umgestalteten Atriums des Weibchens[1]), dessen Epithel zur Ernährung der Embryonen drüsig verdickt erscheint (Ehlers No. 2). Die Embryonen sind an der Wand des Brutraums mit dem spitzen Ende der birnförmig verlängerten Eihülle (einem Secret des Vaginalepithels) befestigt. Auch die aus der Eihülle schlüpfenden jungen Larven verbleiben noch im Brutraume und sollen an der Wand desselben festgeheftet sein.

Man kann an dem rundlichen, ziemlich trübkörnigen, von der Dottermembran umschlossenen Eie von Pedicellina einen etwas helleren animalen Pol unterscheiden, dem das Keimbläschen genähert liegt. Die Furchung ist im Allgemeinen eine totale, inäquale, doch dem äqualen Typus sich nähernd. Sie verläuft nicht ganz regelmässig, da auf das zweizellige Stadium dessen beide Theilstücke nicht völlig gleiche Grösse aufweisen, zunächst ein dreizelliges und erst später ein vierzelliges Stadium folgt, indem sich von jeder der beiden ersten Blastomeren eine etwas kleinere, dem animalen Pole genäherte Furchungskugel abschnürt.

---

[1]) Pedicellina echinata ist hermaphroditisch. Andere Arten scheinen getrennt geschlechtlich zu sein.

Es bildet sich nun unter rascherer Vermehrung der Blastomeren des animalen Poles und baldigem Auftreten einer centralen Höhle ein Blastula-Stadium (Fig. 729 *A*), an welchem die Zellen der vegetativen Hälfte durch ihre Grösse und körnige Beschaffenheit auffallen.

Die weitere Entwicklung führt zur Ausbildung einer reinen Invaginationsgastrula (Fig. 729 *B*). Die vegetative Hälfte des Embryos flacht sich zunächst ab und wird dann gegen die animale eingestülpt, wobei die Furchungshöhle fast vollständig verdrängt wird. Der Blastoporus schliesst sich in Form einer der Medianebene entsprechenden Längsspalte. Der sich schliessende Urmund liegt in der späteren ventralen Mittellinie. Schon jetzt macht sich am Embryo eine Abflachung der Ventralseite geltend (Fig. 729 *C*). An jenem Ende des spaltförmigen Blastoporus, welches wir mit Rücksicht auf die spätere Orientirung als das hintere Ende bezeichnen müssen, treten nun zwei symmetrisch gelegene Zellen (*me*) deutlich hervor, welche den Charakter von Furchungskugeln beibehalten haben und nach aussen vom Ectoderm noch nicht bedeckt sind. Es sind

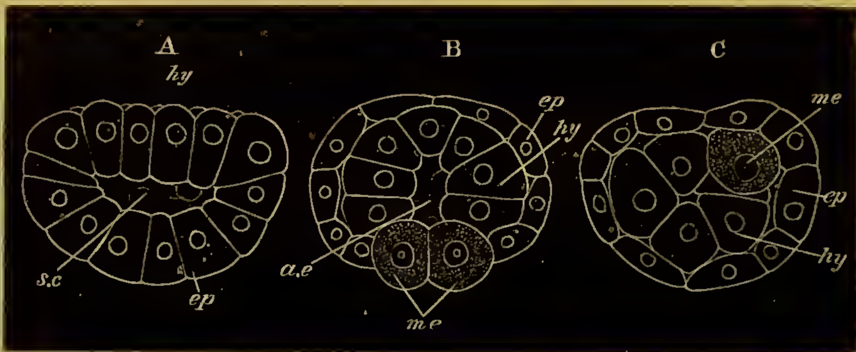


Fig. 729. Drei Stadien der Embryonalentwicklung von Pedicellina echinata (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch).

A Blastulastadium in Vorbereitung der Gastrulation. Optischer Durchschnitt von der Seite.

B Gastrulastadium. Optischer Querschnitt von oben.

C Späteres Stadium nach Schluss des Blastoporus von der Seite gesehen.

a.e Urdarmhöhle, *ep* Ectoderm, *hy* Entoderm, *me* Mesodermzellen, *s.c* Furchungshöhle.

die Urzellen des Mesoderms. Dieselben werden bald völlig vom Ectoderm überwachsen (Fig. 729 *C*) und liegen dann in jenem Raume zwischen Ectoderm und Entoderm, welcher von der Furchungshöhle abzuleiten ist und als primäre Leibeshöhle bezeichnet wird. Dieselbe gewinnt in den nun folgenden Stadien wieder an Ausdehnung und wird allmählich mit Elementen des Mesoderms erfüllt.

Die nächsten Stadien sind der Ausbildung der definitiven Körperform gewidmet. Der Embryo streckt sich nach der Richtung der Längsaxe (Fig. 730). Gleichzeitig verdickt sich das Ectoderm im Bereich der abgeflachten Ventralseite und stellt so eine Scheibe dar, welche sich am Rande gegen die übrigen Ectodermparthien scharf absetzt und sich später zur Bildung des sogenannten Atriums einsenkt. In der vorderen Hälfte dieser Scheibe tritt eine sich bald mit Wimpern bedeckende Einstülpung (Fig. 730 *oe*) auf, die Anlage des Oesophagus, während in etwas späteren Stadien von der hinteren Parthie der Scheibe (Fig. 730 *B*, *an.i*) eine ganz ähnliche Einsenkung, die Anlage des Hinterdarms, zunächst als solide, papillenförmige, nach innen vorspringende Ectodermverdickung

sich ausbildet. Die Oesophaguseinstülpung gewinnt bald die Verbindung mit der Mitteldarmanlage (Fig. 731 *A*). Die Communication der letzteren mit dem Hinterdarm und die Oeffnung des letzteren nach aussen stellt sich erst in späteren Stadien her (Fig. 731 *B*).

Inzwischen haben sich die Mesodermzellen vermehrt, indem durch Proliferation der beiden Polzellen zunächst zwei kurze Mesodermstreifen gebildet werden. Ausserdem kommt es zur Anlage zweier für Pedicellina ungemein charakteristischer, larvaler Organe. Das eine derselben, welches wir als Wimperscheibe (Fig. 730 und 731 *fg*) bezeichnen wollen, stellt eine am Scheitel der Larve gelegene, aus grossen, drüsigen Zellen bestehende, am Rande mit steifen Cilien besetzte Ectodermverdickung dar. Das andere, als Dorsalorgan zu bezeichnende Larvenorgan (Fig. 730, 731 *x*) liegt an der vorderen Seite der becherförmigen Aboralwand der Larve und besteht in einer ziemlich tiefen, mit Wimpern besetzten Ectodermeinsenkung, deren vorderer Abschnitt zum Theil zapfenförmig ausgestülpt werden kann.

Bei dem häufig vorgenommenen Vergleich zwischen der Pedicellinalarve und den Larven der Ectoprocten (vor Allem Cyphonautes) haben die erwähnten beiden provisorischen Organe eine bedeutende Rolle gespielt. Die Wimperscheibe wurde meist als Homologon des retractilen Scheibenorgans der Ectoprocten betrachtet. Sie ist in ähnlicher Weise zurückziehbar, und es scheint auch ihr (wie dem retractilen Scheibenorgane) die Function eines Sinnesorganes zuzukommen. Wenigstens deutet darauf die Beobachtung, dass die Larven von Pedicellina beim Schwimmen stets dieses Organ nach vorne gerichtet haben. Der Bau des Dorsalorgans würde uns auf eine Homologie desselben mit dem birnförmigen Organ der Ectoprocten schliessen lassen, wenn nicht der Unterschied der Lagerung zum Wimperkranz uns zur Vorsicht mahnen würde. Das in Rede stehende Organ liegt im einen Falle im Bereich der aboralen, im anderen in dem der oralen Region. Bei den Schwierigkeiten, welche sich nach den neueren Untersuchungen einem Vergleich zwischen Pedicellina und den Ectoprocten in den Weg stellen (vgl. unten pag. 1263), müssen wir die Frage aufwerfen, ob wir überhaupt berechtigt sind, nach Homologien solcher Art zwischen den Larven beider Gruppen zu suchen.

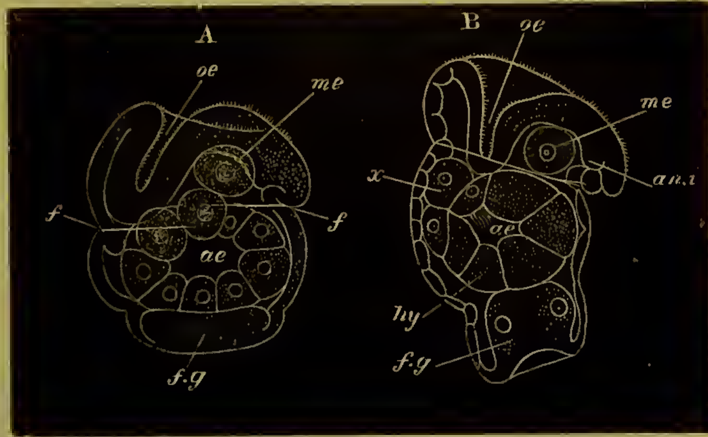


Fig. 730. Zwei spätere Entwicklungsstadien von Pedicellina (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch).
ae Urdarm, *an.i* Aftereinstülpung, *f* Ectodermfalte, *fg* Wimperscheibe, *oe* Oesophagus, *x* Dorsalorgan.

Das Dorsalorgan (Fig. 730 und 731 *x*) hat bisher hinsichtlich seiner Deutung sehr verschiedenartige Schicksale gehabt. Hatschek, welcher sich überzeugt zu haben glaubte, dass in die Bildung dieses Organs ein der Mitteldarmanlage entstammendes entodermales Säckchen eingehe, nahm dasselbe als erste schon in der Larve zur Ausbildung gelangende Knospe in Anspruch.

Doch kann es nach den neueren Untersuchungen von Barrois (No. 1), Harmer (No. 5) und von Seeliger (No. 12) nicht mehr zweifelhaft sein, dass die Knospen erst später (nach erfolgter Festsetzung) und auf andere Weise sich anlegen, dass demnach jene Deutung Hatschek's eine irrtümliche war. Harmer, der das ganz ähnlich gestaltete, mit zwei pigmentirten Augenflecken versehene, zweilappige Dorsalorgan von Loxosoma hinsichtlich seiner Entstehung verfolgt hat, deutet dasselbe als das mit einem Sinnesapparat verbundene, durch Ectodermeinstülpung entstandene Gehirn (obere Schlundganglion) der Larve, welches durch Fasercommissuren mit dem zwischen Mund und After sich ausbildenden Ganglion verbunden sei. Letzteres wird von Harmer als unteres Schlundganglion (dem Pedalganglion der Mollusken vergleichbar) in Anspruch genommen.

In den späteren Stadien bildet sich der als Atrium oder Vestibulum bezeichnete Kelchraum (Fig. 731 *A*, *v*) der Pedicellinalarve aus,

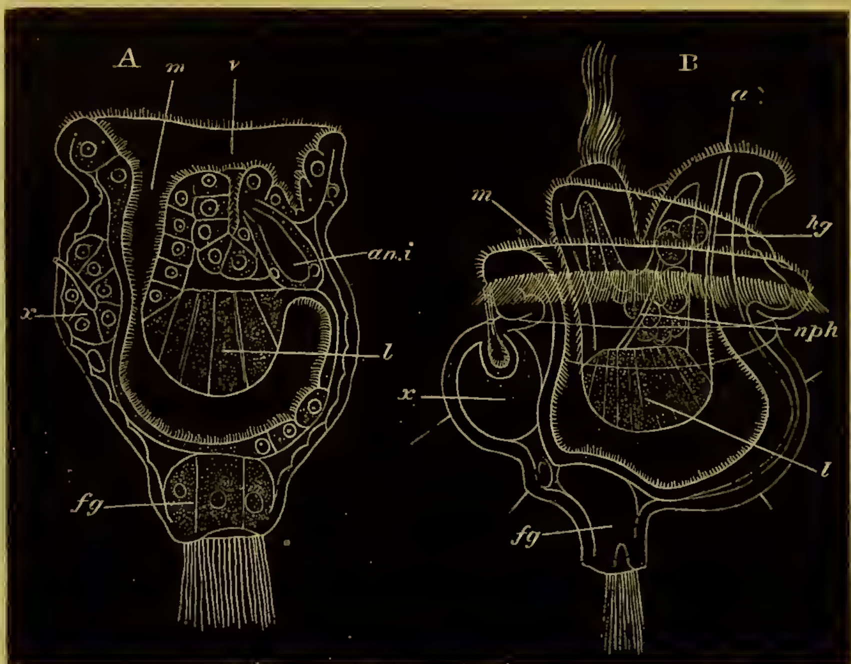


Fig. 731. Zwei spätere Entwicklungsstadien von Pedicellina (nach Hatschek, aus Balfour's Handbuch.

a After, *an.i* Aftereinstülpung, *fg* Wimperscheibe, *hg* Enddarm, *l* Leber, *m* Mund, *nph* Nephridium, *v* Atrium, *x* Dorsalorgan.

indem die mit Wimpern versehene, orale Fläche sich immer mehr und mehr einsenkt. Der Boden des so gebildeten Kelchraumes zeigt bald eine tiefe, zwischen Mund und After sich erstreckende Einsenkung (Fig. 731 *A*), von deren Wand aus (bei Loxosoma) das untere Schlundganglion als einfache Verdickung des Ectoderms seinen Ursprung nehmen soll (Harmer). Die seitlichen Wände dieser Einsenkung trennen dieselbe von einer äusseren Furche im Boden des Kelchraumes, welche hinter dem Analconus herumzieht und nach vorne in die trichterförmige Mundöffnung übergeht. Sie entspricht der Tentakelrinne des ausgebildeten Thieres. Der äussere, verdickte Rand des so entstandenen Kelches schnürt sich nun durch eine Furche von der übrigen Körperoberfläche ab und gewinnt einen als Bewegungsorgan der Larve fungirenden, mächtigen

Wimperkranz (Fig. 731 *B*). Im Allgemeinen entwickelt sich jetzt eine mehr seitlich comprimirte Gestalt der Larve.

Mit der Ausbildung der Muskelfasern zeigt sich eine bedeutende Retractilität der einzelnen Körpertheile. Besonders ist es der Kelchboden, der weit nach aussen vorgestreckt und zurückgezogen werden kann. Ist die Larve im Zustande der grössten Expansion, so sieht man zwei aus der Mündung des Atriums vorragende kegelförmige Zapfen (Fig. 731 *B*). Von diesen trägt der hintere an seinem Scheitel die Afteröffnung (*a*) (Analconus), während der vordere durch einen Schopf langer Geisseln ausgezeichnet ist und, der Lage nach einem Epistom ähnlich, hinter der Mundöffnung und am vorderen Rande der oben erwähnten tiefen Einsenkung gelegen ist.

Von Wichtigkeit für die morphologische Auffassung ist das Vorhandensein eines aus zwei wimpernden Kanälchen bestehenden Excretionsapparates (*nph*), welcher nach Lage und Bau mit dem des ausgewachsenen Thieres (Fig. 734 *ex*) übereinstimmt. Wir werden dasselbe mit der Kopfniere der Annelidenlarve (Trochophora) vergleichen dürfen. Es mündet an einer zwischen dem Epistom und dem Ganglion gelegenen Stelle.

Der Bau dieser Excretionskanäle ist an den ausgebildeten Formen von Loxosoma, Pedicellina und Ascopodaria Gegenstand mehrfacher Untersuchungen gewesen, denen mit Rücksicht auf die Deutung dieses Organs als Kopfniere (Protonephridium, Hatschek) eine gewisse Wichtigkeit beizumessen ist. Indessen sind diese Untersuchungen noch nicht als abgeschlossen zu betrachten. Während Harmer und Foettinger im Anschlusse an Hatschek die Zellen dieses Organs als durchbohrte, das Lumen desselben demnach als ein intracelluläres betrachten, haben sich Ehlers und neuerdings Prouho (No. 9) dieser Ansicht nicht angeschlossen. Nach diesen Autoren liegt das Lumen des Kanales zwischen den Zellen. Nach Ehlers endigt das Kanälchen proximalwärts blind, ohne dass jedoch hier — wie Harmer angab, — eine Wimperflamme zu erkennen wäre. Der neueste Untersucher (Prouho) lässt selbst den blinden Abschluss des Proximalendes in Zweifel gestellt. Nach Foettinger und Ehlers vereinigen sich die beiden Kanälchen zu einem gemeinsamen, unpaaren Mündungsabschnitte.

Metamorphose.

Nach den Angaben der älteren Untersucher (P. J. van Beneden, Hatschek u. A.) erschien es, als wenn die Festheftung der Pedicellinalarve mittelst der Wimperscheibe erfolgte. Dieses Organ sollte dann in die Fussdrüse des Loxosoma-Stadiums übergehen. Es wurde deshalb schon in der Larve gewöhnlich als „Kittdrüse, Sucker oder Saugnapf“ oder auf ähnliche Weise bezeichnet. Die Metamorphose hätte dann einfach darin bestanden, dass der apicale Theil der Larve zum Stiel ausgewachsen wäre, während durch das Sprossen von Tentakeln im Vestibulum die Organisation der ausgebildeten Form erreicht worden wäre. Dagegen haben neuere Untersuchungen von Barrois (No. 1), welche durch Harmer (No. 5) bestätigt wurden, das überraschende Resultat ergeben, dass die Festsetzung, wie bei den Ectoprocten, mittelst der Oralseite, und zwar mittelst des Vestibulumrandes erfolgt. Die Larven befinden sich während derselben im Zustande der grössten Retraction (Fig. 732 *A*), wobei selbst die Zellreihe des Wimperkranzes noch in das

Innere des Vestibulums eingezogen wird. Die Oeffnung des letzteren ist sehr eingeengt und schliesst sich bald durch Verwachsung vollständig (Fig. 732 *B*). Es wird auf diese Weise das Vestibulum zu einem rings geschlossenen Sacke umgebildet.

Im weiteren Verlaufe der Metamorphose ändert der Körper der Larve seine Gestalt. Die unteren Parthien verschmälern sich etwas zur Bildung des späteren Stieles (Fig. 732 *B* und *C*), während der obere Theil des Körpers sich zum Köpfchen aufbläht und zunächst besonders nach hinten ausdehnt. Der Körper gewinnt hierdurch ungefähr eine pfeifenähnliche Form (Fig. 732 *C*). Gleichzeitig ändert der Darmkanal sammt dem Vestibulum seine Lage. Die hinteren Parthien desselben treten nach oben. Dadurch erhält der Magen, dessen Hauptaxe ursprünglich horizontal gelagert war, eine mehr schräge Lagerung, welche schliesslich in eine vollkommen senkrechte übergeht. Es ist dann der Oesophagus unten, der Enddarm mit der Analöffnung (*a*) oben gelagert. Der Verlauf dieser Anfangs- und Endtheile des Darmkanals ist nunmehr ein mehr horizontaler.

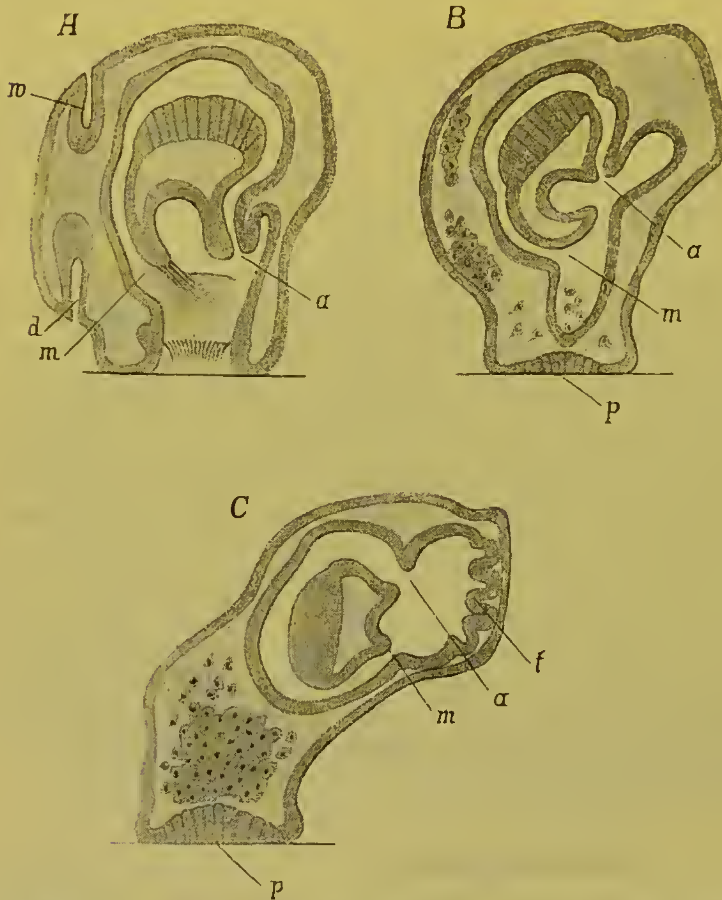


Fig. 732. Drei Stadien der Metamorphose von Pedicellina (nach Harmer).

A Eben festgeheftete Larve.

B Beginn der Umrollung des Darmkanals und theilweise Auflösung der Organe.

C Durchbruch der neuen Atriumöffnung und Entwicklung der Tentakel (*t*).

a Afteröffnung, *d* Dorsalorgan, *m* Mundöffnung, *p* Fussdrüse, *t* Tentakelanlagen *w* Wimperscheibe.

Während dieser Lageveränderung des Darms hat das Vestibulum ursprünglich eine bedeutende Längsstreckung erfahren (Fig. 732 *B*). Später erhält sich bloss ein Theil desselben, indem die untere, im Stiel befindliche Parthie durch Histolyse der Wände zerstört wird. Auch im Bereich der übrigen Theile des Vestibulums und der Darmwand gehen umfangreiche Zerstörungen und histiolytische Processe vor sich. Man kann dann im Lumen des Atriums und im Magen zahlreiche, daherrührende Zelltrümmer liegen sehen. Doch führen diese Processe hier

nicht zu einer Zerstörung des ganzen Organs, sondern es tritt eine Regeneration desselben ein. Dagegen fallen die beiden larvalen Organe (Dorsalorgan *d* und Wimperscheibe *w*) einem vollständigen Zerfall anheim.

Nachdem sich die oben geschilderte Umrollung des Darmkanals um seine Queraxe vollzogen hat, gewinnt das Atrium eine neue Oeffnung nach aussen, indem seine Wand mit der hinteren Parthie der Körperwand verwächst und hierselbst eine spaltförmige Durchbrechung zu Stande kommt. Im nächsten Umkreis dieser Durchbrechung legen sich die ersten Tentakel (Fig. 732 *t*) als Einstülpungen der Wand des Vestibulums an.

Das durch diese Umwandlungen erreichte Stadium von Pedicellina erinnert durch die schiefe Stellung der Kelchöffnung und das Vorhandensein einer als Ectodermverdickung entstandenen Fussdrüse (*p*) an gewisse Loxosomaarten. Erst später gehen diese Charaktere verloren, das Köpfchen schnürt sich deutlicher vom Stiele ab und erhält eine aufrechte Stellung mit apicaler Kelchmündung. Während der Histiolyse der inneren Organe waren zahlreiche Zelltrümmer in die Leibeshöhle gerathen. Diese werden allmählich resorbirt, und die letztere erscheint nun mit sternförmigen Mesenchymzellen erfüllt.

Die Metamorphose der Larve von Loxosoma ist bisher unbekannt geblieben. Doch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie im Wesentlichen mit der hier für Pedicellina geschilderten übereinstimmt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Bildung von Knospen spielt im Lebenshaushalt der Entoprocten eine bedeutende Rolle. Bei Loxosoma bilden sich die Knospen in grösserer Anzahl an der Ventralseite des Kelchs, und zwar zu beiden Seiten des Mutterthieres. Die Bildung der Knospen scheint hier in der Art alternirend zu erfolgen, dass die Knospen der rechten und linken Seite im Alter abwechseln. Wenn die Knospen eine gewisse Stufe der Ausbildung erreicht haben, lösen sie sich los, um als festsitzende Solitärformen weiterzuleben.

Bei Pedicellina echinata geht die Bildung neuer Knospen von einem basalen Stolo aus; da die Knospen ihren Zusammenhang mit der mütterlichen Form beibehalten, so kommt es hier zur Ausbildung mehr oder weniger umfangreicher Stöcke. Die Entwicklung der Colonie ist eine im Wesentlichen bilateral-symmetrische. Der Stolo entwickelt sich vom unteren Stielende des ältesten Individuums der Colonie, und zwar von der Analseite desselben (nach Seeliger). An dem Stolo sind die Knospen in der Weise angereiht, dass die Medianebene der Knospen mit der des Mutterthieres übereinstimmt. Die jüngsten Knospen finden sich am fortwachsenden Ende des Stolo. Jede Knospe entwickelt sich an der Oesophagusseite der nächst älteren Knospe. In selteneren Fällen wurde bei Pedicellina echinata auch eine seitliche Verästelung des Stolo beobachtet (Seeliger, Ehlers). Eine solche ist dagegen bei anderen Formen (Ascopodaria) verbreitet.

Der Stolo bildet sich durch einfaches Auswachsen der beiden im Stiel vorhandenen Keimschichten, des Ectoderms und des Mesenchyms (Harmer, Seeliger). Es ergiebt sich hieraus, dass auch die am Stolo sich bildenden Knospen ihren Ursprung ausschliesslich diesen beiden Keimschichten verdanken. Die Ansicht Hatschek's, dass in die Bildung jeder Knospe ausser diesen Bestandtheilen noch ein Entodermsäckchen

mit eingehe, welches durch Abschnürung von der Mitteldarmanlage des nächst älteren Individuums entstanden sei, muss nach den Untersuchungen HARMER's und SEELIGER's als irrthümlich betrachtet werden. Nach deren Angaben verläuft die Entstehung der Knospe unter Erscheinungen, welche sehr an die Bildung des Polypids der Ectoprocten erinnern. Die erste Anlage der Knospe ist eine durch Wucherung der beiden Keimschichten bedingte Vortreibung (Fig. 733 *A*, bei *st*), an deren Spitze es bald zur Ausbildung einer Ectodermeinstülpung kommt (Fig. 733 *B*). Das so entstandene Säckchen schnürt sich bald in zwei Theile ab (Fig. 733 *A*), von denen der grössere, vordere Theil die Anlage des Atriums (*a*), der kleinere hintere die des gesammten Darmkanals (*i*) darstellt. Auch hier soll demnach der Mitteldarm keinen selbstständigen entodermalen Ursprung haben. Die Stelle, an welcher die Communication zwischen den beiden Theilen des Säckchens erhalten bleibt, wird zur späteren Mundöffnung, während die Ausbildung des Hinterdarms und der Analöffnung erst secundär erfolgt. In dieser Hinsicht würde das Verhalten der Knospung der Entoprocten von dem der Ectoprocten abweichen, wo zunächst die anale Communication des Atriums mit dem Mitteldarm hergestellt ist (vgl. oben pag. 1212). Eine am Grunde des Atriums zwischen Mund und Afteröffnung sich bildende Ausstülpung führt zur Entstehung des Ganglions, das sich bald als solide, im Inneren Punktsubstanz enthaltende Zellmasse vom Verband des Ectoderms loslöst. Die Tentakeln entstehen durch Einstülpung der Atrialwand.

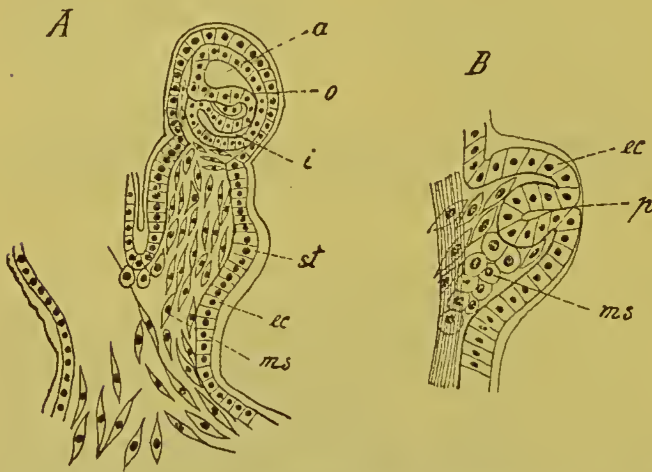


Fig. 733. Knospung bei Pedicellina (nach SEELIGER).

A Stück eines Stolos mit einer ganz jungen Knospenanlage (bei *st*) und einer älteren, an welcher die Trennung von Atrium (*a*) und Darmanlage (*i*) bereits zu erkennen ist.

B Knospe mit einfacher Polypideinstülpung (*p*, gemeinsame Anlage von Atrium und Darmkanal).

a Atrium, *ec* Ectoderm, *i* Darmanlage, *ms* Mesenchym, *o* Mund, *p* Polypidanlage, *st* junge Knospenanlage.

Die bereits von J. REID und Anderen beobachtete freiwillige Abstossung des Köpfchens und darauffolgende Regeneration desselben vom Stielende aus ist ebenfalls neuerdings von SEELIGER eingehender untersucht worden. In dem abzustossenden Köpfchen scheinen vor der Abtrennung ausgedehnte Rückbildungsprocesse vor sich zu gehen. Das Stielende weist nach erfolgter Abstossung dieselbe Zusammensetzung aus zwei Keimschichten auf, die wir am Stolo bemerken konnten, und thatsächlich erfolgt die Ausbildung des neuen Köpfchens unter ganz den gleichen Verhältnissen und Vorgängen, wie die Entwicklung einer Knospe am Stolo. Die spontane Abstossung des Köpfchens und dessen Regeneration erinnert an die Rückbildung und Neubildung des Polypids bei den Ectoprocten.

Die Knospung von Loxosoma verläuft nach den neueren Untersuchungen SEELIGER's (No. 13) ganz in der gleichen Weise, wie wir dies

oben für Pedicellina geschildert haben. Auch hier liefert eine Einstülpung des Ectoderms die gemeinsame Anlage des Atriums und des Darmkanals, während das Mesoderm den einwandernden Mesenchymzellen des Mutterthieres entstammt. In der Regel ragt die junge Knospe frühzeitig als ein Auswuchs des Mutterthieres nach aussen vor, doch bestehen bezüglich der Befestigungsweise der Knospen bei den einzelnen Arten gewisse Unterschiede. Während die Knospen von Loxosoma singulare, Raja, cochlear und Phascolosomatum mit dem unteren Fussende an dem Mutterthiere befestigt erscheinen, befindet sich bei L. Kefersteinii nach Nitsche und Claparède die Befestigungsstelle auf der Rückenseite der Knospen auf der Grenze von Fuss und Rumpf als sog. Knospennabel. Der Stiel wächst demnach hier als ein freier Vorsprung des Körpers hervor. Nach den Mittheilungen Prouho's ist die Knospung von Loxosoma (Cyclatella) annelidicola zunächst eine innere, indem die junge Knospe in einer nach Art einer Amnionhöhle ausgebildeten Ectodermeinsenkung zur Entwicklung kommt. Aehnlich scheint die Knospenentwicklung bei Loxosoma Raja abzulaufen, wodurch O. Schmidt veranlasst wurde, die Knospenentwicklung bei Loxosoma auf eine parthenogenetische Entwicklung zurückzuführen.

Allgemeines.

Bei Behandlung der Frage nach der verwandtschaftlichen Stellung der Entoprocten müssen wir von einer Betrachtung der freischwärmenden Pedicellinalarven ausgehen. Dieselbe lässt sich ziemlich ungezwungen auf das Schema der Trochophora zurückführen. Es entspricht dann der Wimperreifen der Pedicellinalarve dem präoralen Wimperkranz der Trochophora, während die hinter demselben gelegene Region der Larve zur Bildung des Atriums eingestülpt ist. Bei einer solchen Zurückführung sind wir genöthigt, die kurze, zwischen Mund- und Afteröffnung sich erstreckende Linie als die ventrale Medianlinie der Entoproctenlarve aufzufassen. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht die Lage des Blastoporus.

Wir haben bei dem Vergleiche der Entoproctenlarve mit der Trochophora die Scheitelplatte unberücksichtigt gelassen. Ob die Deutung Harmer's, welcher in dem Dorsalorgan *(x)* das Gehirn der Larve und das Aequivalent der Scheitelplatte erblickt, durch Beobachtungen genügend gestützt ist, wollen wir einer späteren Nachuntersuchung anheimstellen. Ausser mit der Trochophora bietet die Entoproctenlarve mannigfache Vergleichspunkte mit den Larven der Ectoprocten, die sich ja auch auf die Trochophoraform zurückführen lassen. Doch haben wir schon oben (pag. 1257) darauf hingewiesen, dass letzterer Vergleich im Einzelnen auf Schwierigkeiten stösst.

Von grösster Wichtigkeit für die Auffassung der ausgebildeten Pedicellina (Fig. 734) ist nun eine genaue Betrachtung der Metamorphose, wie sie uns durch Barrois und Harmer bekannt geworden ist. Es ergiebt sich hierbei, dass die relativen Lagerungsverhältnisse des Mundes, der Afteröffnung, des Darmkanals, Ganglions und der Nephridialkanäle während der Metamorphose keinerlei Aenderung erfahren. Die Metamorphose besteht bloss in der Drehung des gesammten in Rede stehenden Organcomplexes um eine quere Axe. Eine eingreifende Aenderung macht ausschliesslich das Vestibulum durch, welches zum Theil sich erweitert und zum Theil rückgebildet wird und eine neue Ausmündung gewinnt. Es geht also aus einer genauen Betrachtung der Pedicellina-Metamorphose hervor, dass die ausgebildete Form hier im Wesentlichen

noch auf der Organisationsstufe des Trochophora-Stadiums verharrt. Wir sehen uns demnach genöthigt, die kurze, zwischen Mund und Afteröffnung der ausgebildeten Entoprocten sich erstreckende Linie als die ventrale Medianlinie zu betrachten. Denn sie entspricht noch immer direct jener Stelle, an welcher der spaltförmige Blastoporus zum Verschlusse kam. Dann müssten wir consequenter Weise das an dieser Stelle gelegene Ganglion (*n*) als ein der Ventralseite angehöriges, unteres Schlundganglion auffassen. Ebenso dürften wir dann vielleicht den Tentakelkranz (*t*) der ausgebildeten Form auf den präoralen Wimperkranz der Larve zurückführen.

Aus den angeführten Ueberlegungen scheint uns hervorzugehen, dass die Entoprocten trotz vieler, merkwürdiger Uebereinstimmungen sich auf keine Weise mit den Bryozoen (Ectoprocten) vergleichen und vereinigen lassen. Wir betrachten sie als eine völlig selbstständige Gruppe und schliessen uns demnach in dieser Hinsicht an HATSCHEK (Lehrb. d. Zool. pag. 40) an. Ebenso sicher als die oben gegebene Orientirung für die Entoprocten festzustehen scheint, scheint uns die durch den Vergleich mit Phoronis gestützte entgegengesetzte Auffassung der Ectoprocten. Bei dieser Gruppe ist die Mund-Afterlinie dorsal, das Ganglion ein supraösophageales, und der Tentakelkranz ein postoraler. Es würden demnach in beiden Gruppen die Ganglien und die Tentakelkränze nicht homolog sein. Rechnen wir noch weitere Unterschiede des Baues hinzu [den Mangel einer Leibeshöhle bei den Entoprocten, die Lage der Afteröffnung, die charakteristischen, nach dem Typus der Kopfniere gebauten Nephridien (*ex*)], so ergeben sich genügende Gründe, um Entoprocten und Ectoprocten völlig von einander zu trennen.

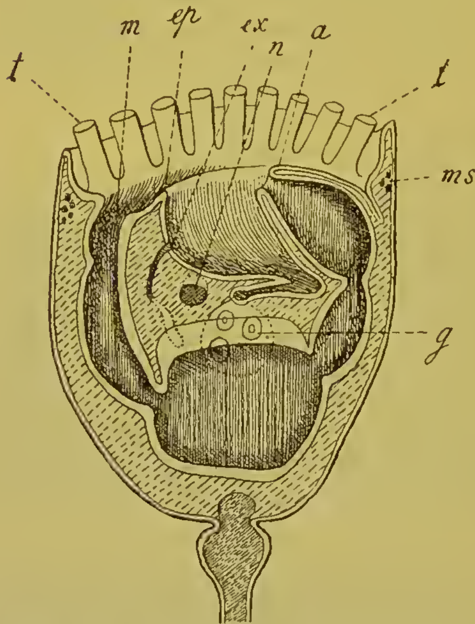


Fig. 734. Schematischer Medianschnitt durch eine ausgebildete Pedicellina (nach EHLERS).

a After, *ep* epistomähnliche Mundfalte, *ex* Excretionsorgan, *g* Geschlechtsapparat, *m* Mund, *ms* Fasern des Ringmuskels, *n* Nervensystem, *t* Tentakeln.

Wir dürfen aber nicht ausser Augen lassen, dass die Basis, auf welcher unsere obige Ansicht von der Stellung der Entoprocten beruht, ziemlich beträchtlicher hypothetischer Elemente nicht entbehrt. Ausschlaggebend für die Abtrennung von den Ectoprocten sind zwei Beobachtungen äusserst schwieriger Natur (die der Metamorphose und die des Baues der Nephridien), bei denen Irrthümer nicht ausgeschlossen sind. Bis daher nicht weitere, bestätigende Untersuchungen vorliegen, wird die Stellung der Entoprocten nur eine provisorische sein können. Wir glaubten deshalb, dieselben, wenn auch als selbständige Gruppe, im Anhange der Molluscoiden behandeln zu sollen.

Litteratur.

1. **Barrois, J.** *Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. Nat. (7). Tom. 1. 1886.*
2. **Ehlers, E.** *Zur Kenntniss der Pedicellineen. Abhandl. der kgl. Gesellschaft der Wissensch. Göttingen. 36. Bd. 1890.*
3. **Foettinger, A.** *Sur l'Anatomie des Pédicellines de la côte d'Ostende. Arch. Biol. Tom. 7. 1887.*
4. **Harmer, S. F.** *On the structure and development of Loxosoma. Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 25. 1885.*
5. **Harmer, S. F.** *On the life history of Pedicellina. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27. 1887.*
6. **Hatschek, B.** *Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschrift f. Wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*
7. **Joliet. L.** *Organe segmentaire des Bryozoaires entoproctes. Arch. Zool. Expér. Tom. 8. 1879–80.*
8. **Nitsche, H.** *Beitr. u. s. w. II. Ueber den Bau und die Knospung von Loxosoma Kefersteinii. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. 25. Suppl.*
9. **Prouho, H.** *Contributions à l'histoire des Loxosomes. Arch. Zool. Expér. (2). Tom. 9. 1890.*
10. **Salensky, M.** *Études sur les Bryozoaires entoproctes. Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 5. 1877.*
11. **Schmidt, O.** *Die Gattung Loxosoma. Arch. f. Micr. Anat. Bd. 12. 1876.*
12. **Seeliger, O.** *Die ungeschlechtliche Vermehrung der entoprocten Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 49. Bd. 1889.*
13. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 50. Bd. 1890.*
14. **Uljanin, B.** *Zur Anatomie und Entwicklung der Pedicellina. Bull. Soc. Imp. des Natural. Moscou. 1870.*
15. **Vogt, C.** *Sur le Loxosome des Phascolosomes. Arch. Zool. Expér. Tom. 5. 1876.*

XXXV. Capitel.

TUNICATEN.

Systematik: A. Perennichordata.
(Appendicularia).

B. Caducichordata.

- a. **Ascidiacea**
  - I. Ascidiae (Nach den Verhältnissen der Knospung als Asc. simplices, sociales und compositae unterschieden, welche Gruppen jedoch keine natürlichen zu sein scheinen.)
  - II. Pyrosomidae.
- b. **Thaliacea**
  - I. Dolioldae.
  - II. Salpidae.
  - III. Octacnemidae. Festsitzende Formen von achtstrahliger, lucernariaähnlicher Körpergestalt, welche sich durch das Vorhandensein eines Nucleus den Salpen anschliessen; vom Challenger aufgefunden.

I. Entwicklung aus dem Ei.

1. Appendicularien.

Ueber die Entwicklung der Appendicularien ist bisher fast nichts bekannt, da die kleinen frei abgelegten Eier schwer zu bekommen und für Untersuchungen äusserst ungünstig sind. Doch machen Fol (No. 1) und Kowalevsky (Abhandlung über Amphioxus) die Bemerkung, dass die Entwicklung dieser Formen sehr mit der Ascidienentwicklung übereinstimmt. Die paarigen Athemröhren der Appendicularien bilden sich in der gleichen Weise, wie die erste Kiemenspalte in der Ascidienlarve (vgl. unten pag. 1292), indem jederseits eine Ectodermeinstülpung angelegt wird, welcher ein Divertikel des Pharyngealsackes entgegenwächst, bis sich die blinden Enden berühren. An dieser Stelle tritt sodann eine Durchbrechung auf.

2. Ascidien.

A. Eiablage, Befruchtung, Eihüllen.

Die Eier der meisten solitären Ascidien werden bald, nachdem sie durch den Oviduct in die Cloake gelangt sind, in das umgebende Wasser ausgestossen, in welchem sie — durch die grossen, schaumigen Follikelzellen (Fig. 736 *c*) flottirend erhalten — die Embryonalentwicklung durchlaufen. Die Befruchtung scheint hier meist in der Cloake oder erst nach erfolgter Eiablage vor sich zu gehen. Eine Ausnahme macht die Gattung Cynthia, sowie auch Lithonephria (nach Giard), bei denen die Embryonalentwicklung im Cloakenraume des mütterlichen Körpers durchlaufen wird. In ähnlicher Weise geht auch bei den Clavellinen und bei sämmtlichen Synascidien die Embryonalentwicklung bis zum Ausschwärmen der freischwimmenden geschwänzten Larve in dem Peribranchialraum des Mutterthieres oder in eigenen, als Brutraum bezeichneten Divertikeln dieses Raumes vor sich. Die Synascidien zeichnen sich gegenüber den solitären Ascidien durch den beträchtlichen Dotterreichthum des Eies aus. Neuerdings wurde durch Salensky (No. 49) bei einigen Aplididae (Amaroecium, Circinalium, Fragarium) die Ausbildung einer als Placenta bezeichneten Verwachsung des Embryos mit der Cloakenwand des Mutterthieres beobachtet, an welcher sich eine Verdickung der Cloakenwand (Placenta materna), ferner das den Embryo umhüllende Follikelepithel und eine Ansammlung von Testazellen (Kalymmocyten) betheiligt.

Die Ascidien sind Hermaphroditen. In den meisten Fällen erscheint allerdings durch die ungleichzeitige Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte Selbstbefruchtung verhindert zu sein, während sie in anderen Fällen, in denen beiderlei Geschlechtsproducte gleichzeitig zur Entwicklung kommen, nicht ausgeschlossen ist.

Die reifen Eier der Ascidien erscheinen zu Beginn der Embryonalentwicklung von einem complicirten System von Hüllen umgeben, welche wir als Derivate des ursprünglichen Eifollikels zu betrachten geneigt sind. Wir schliessen uns nach dieser Hinsicht an Kowalevsky, dessen Ansichten später von Van Beneden und Julin (No. 10) sowie von Morgan (No. 46) bestätigt wurden, an, müssen jedoch hervorheben, dass die Ansichten über die Entstehung dieser Hüllen noch äusserst controverser Natur sind. Dieselben sollen in dem Capitel „Eibildung“ des allgemeinen Theiles eingehendere Berücksichtigung erfahren.

Ganz junge, noch im Ovarium befindliche Eier erscheinen an ihrer Oberfläche von einem aus wenigen, niedrigen Zellen bestehenden Plattenepithel (Fig. 735 *A*, *c*) umhüllt. Die Elemente dieses primären Follikelepithels (*c*) entstammen indifferenten Zellen des Keimepithels, welche die jungen, zur Entwicklung kommenden Eizellen umhüllen (Van Beneden und Julin). Frühzeitig scheint an der äusseren Oberfläche des Follikelepithels eine structurlose Basalmembran (*a*) abgeschieden zu werden. Während die Follikelzellen sich durch Theilung vermehren, so dass sie bald eine aus kubischen Zellen bestehende Hohlkugel darstellen, wandern einzelne dieser Zellen in das Innere dieser Blase (Fig. 735 *B*, *e*), so dass sie sich an die Oberfläche des Eies anlagern, sich in dieselbe hineindrücken, oder wohl auch vollständig in die oberflächlichste Schicht des Dotters hineingerathen. Diese Zellen, welche sich meist durch ihre gelbliche Färbung auszeichnen, hat man

als Testazellen (*c*) bezeichnet, weil man der irrthümlichen Ansicht war, dass aus ihnen die Zellen des Cellulosemantels (Testa) der ausgebildeten Ascidie hervorgehen, eine Auffassung, welche durch die Untersuchungen von OSKAR HERTWIG (No. 25) widerlegt wurde. Diese Testazellen, welche bald an Zahl ausserordentlich zunehmen, bilden zunächst eine innere, epithelähnliche, an der Oberfläche des Eies gelegene Schicht, die Testazellenschicht (Fig. 735 *C*, 736 *e*). In späteren Stadien fallen sie einem Degenerationsprocesse anheim. Sie verlieren dann ihre regelmässige Anordnung und erscheinen vereinzelt in einer an der Oberfläche des Eies ausgeschiedenen Gallertmasse eingebettet. Es wird dann der ihnen ursprünglich zukommende Zellcharakter undeutlicher, daher einzelne Autoren (SEMPER, FOL) ihnen die Zellnatur überhaupt abgesprochen haben. Nach Ausbildung der Testazellenschicht wird zwischen dieser und dem eigentlichen Follikelepithel eine structurlose Membran (Fig. 735, 736 *d*) abgeschieden, welche wir, da sie wohl von den Follikelzellen erzeugt ist, als Chorion bezeichnen dürfen.

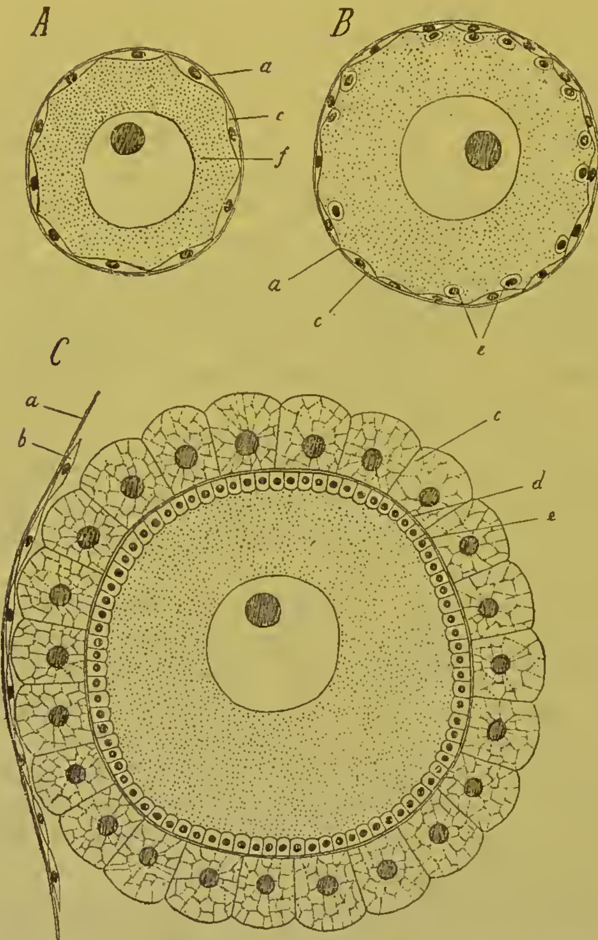


Fig. 735. Drei Entwicklungsstadien des Eies von *Ascidia mammillata* (nach KOWALEVSKY, mit einigen Veränderungen nach KUPFFER, FOL u. A.). *a* Basalmembran des Follikels, *b* oberflächliche Plattenepithelschicht, *c* Follikelzellen, *d* Chorion, *e* Testazellen, *f* Eizelle.

Inzwischen hat sich auch an der äusseren Oberfläche des Follikels, der Basalmembran dicht anliegend, ein zartes äusseres Plattenepithel (Fig. 735 *C*, *b*) ausgebildet, welches wahrscheinlich als eine äussere Schicht von Follikelzellen zu betrachten ist. Diese Schicht nebst der Basalmembran erscheint hinfällig und wird an den abgelegten Eiern vermisst.

Bei den solitären Ascidien, welche ihre Eier ablegen, nehmen die Zellen des eigentlichen Follikelepithels später einen eigenthümlichen Charakter an. Ihr Protoplasma erfüllt sich mit zahlreichen Vacuolen (Fig. 735 *C*, 736 *c*), so dass es einen schaumigen Anblick gewährt. Die Zellen vergrössern sich und wachsen zu papillenähnlichen Gebilden aus (Fig. 736 *c*), welche das Ei im Seewasser schwebend erhalten.

Das reife Ascidienei besitzt sonach folgende, von aussen nach innen geordnete Hüllen:

a. die Basalmembran des Follikels.

b. das äussere Plattenepithel.
c. das eigentliche Follikelepithel (Schaumzellenschicht).
d. das Chorion.
e. die Testazellenschicht.

Nach Chabry (No. 13) soll zu den genannten Hüllen noch eine weitere, feine sructurlose Membran hinzukommen, welche die äussere Oberfläche der Testazellenschicht überkleidet. Bei den solitären Ascidien wird nach erfolgter Eiablage durch Aufnahme von Seewasser der Abstand des Chorions von der Eioberfläche beträchtlich vergrössert (Fig. 736), wobei die an der Oberfläche des Eies ausgeschiedene Gallerte aufquillt.

Es sei hier in Kurzem der von der obigen Darstellung abweichenden Ansichten über die Entstehung der Eihüllen der Ascidien Erwähnung gethan. Nach Sabatier, Fol (No. 21) und Roule (No. 47) sollen die Follikelzellen von der jungen Eizelle selbst producirt werden. Fol und Roule nehmen hiefür einen von dem Keimbläschen ausgehenden Knospungsprocess in Anspruch, während Sabatier die Follikelzellen nach Art einer freien Zellbildung im Dotter entstehen lässt. Dass thatsächlich an dem Keimbläschen des jungen Ascidieneies eine Abschnürung von Chromatinelementen vorkommt, scheint sichergestellt, doch möchten wir uns der Ansicht zuneigen, dass dieser Process weder mit der Entstehung der Follikelzellen noch mit der der Testazellen etwas zu thun hat. Für letztere wurde eine derartige Entstehung von Roule und Davidoff (No. 14) angenommen, während eine Reihe von Autoren (Semper, Fol, Sabatier u. A. im Anschlusse an Kupffer No. 34) die Testazellen frei im Protoplasma des Eies sich bilden lassen.

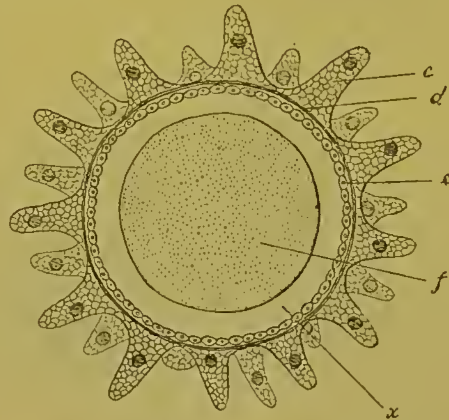


Fig. 736. Reifes Ei aus dem Oviduct von Ascidia canina (nach Kupffer).
c Follikelzellen (Schaumzellen), *d* Chorion, *e* Testazellenschicht, *f* Eizelle, *x* Gallerte.

Vergleichsweise sei hier erwähnt, dass auch die Eier der Appendicularien im Ovarium von einem Follikel umhüllt sind (A. B. Lee, Davidoff). Sie werden aber vollkommen nackt abgelegt. Erst nach der im Seewasser vor sich gehenden Befruchtung umhüllen sie sich mit einem zarten Dotterhäutchen (Fol No. 21).

B. Furchung.

Die freischwimmenden, geschwänzten Larven der Ascidien waren bereits den älteren Autoren bekannt und wurden von Milne-Edwards, P. J. Van Beneden u. A. genauer beschrieben. Dagegen geht unsere Kenntniss der Embryonalentwicklung der Ascidien auf die Untersuchungen von Kowalevsky (No. 29 und 30) zurück, welche bald durch weitere Beiträge von Kupffer (No. 34 und 35) und Metschnikoff (No. 41) ergänzt wurden. Von späteren Untersuchungen sind die von Seeliger (No. 50), sowie von Van Beneden und Julin (No. 7—10) zu nennen, während die Entwicklung der dotterreichen Eier der Synascidien in

Maurice und Schulgin (No. 39), sowie in Davidoff (No. 14) ihre Bearbeiter gefunden hat.

Die Furchung der Ascidien ist eine totale und kann mit Rücksicht auf den Umstand, dass die Blastomeren anfangs sowohl hinsichtlich ihrer Grösse als auch ihrer Structur nach nur unbeträchtliche Unterschiede aufweisen, als eine nahezu äquale bezeichnet werden. Der Terminus „adäquale Furchung“, mit welchem Hatschek die Furchungserscheinungen des Amphioxus belegte, liesse sich auch auf die sehr ähnlichen Vorgänge am Ascidienei anwenden. Allerdings machen sich gewisse charakteristische Unregelmässigkeiten bemerkbar, welche auf ein frühzeitiges Auftreten von Differenzirungen, die in späteren Stadien von Wichtigkeit werden, zurückzuführen sind.

Die zuerst auftretende Furche, welche das Ei in zwei gleiche Hälften theilt, entspricht der Symmetrieebene, und die zwei aus dieser Theilung resultirenden Blastomeren der späteren rechten und linken Körperhälfte (Seeliger, Van Beneden und Julin). Schon von diesem Stadium an bleibt die bilaterale Symmetrie des Embryos durch alle folgenden Entwicklungsstadien deutlich erkennbar. Die nächste auftretende Furche ist

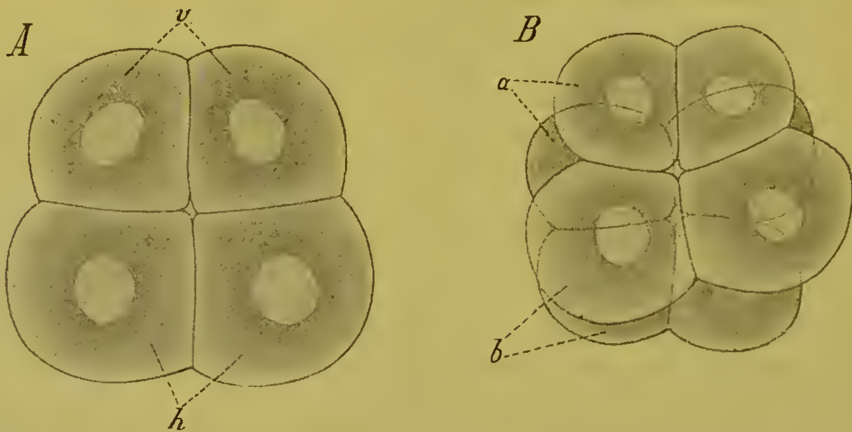


Fig. 737. Zwei Furchungsstadien von Clavellina (nach Seeliger).
A vierzelliges Stadium in der Ansicht von oben. Die beiden kleineren Zellen *v* entsprechen nach Seeliger der vorderen, die grösseren Zellen *h* der hinteren Körperhälfte.
B Seitenansicht des achtzelligen Stadiums. *a* Blastomeren der animalen, *b* Blastomeren der vegetativen Hälfte.

ebenfalls eine Meridionalfurche, welche auf die zuerst gebildete senkrecht gestellt ist. Die so entstandenen vier Blastomeren (Fig. 737 *A*), sind nicht völlig von gleicher Grösse, sondern es lassen sich zwei grössere (*h*) und zwei etwas kleinere (*v*) unterscheiden. Nach der Orientirung, welche die Autoren gewöhnlich den Furchungsstadien der Ascidien geben, würde die in Rede stehende Theilungsebene eine transversale Richtung einnehmen, derart, dass (nach Van Beneden und Julin) die beiden grösseren Blastomeren der späteren vorderen, die beiden kleineren der späteren hinteren Körperhälfte entspächen, während Seeliger das entgegengesetzte Verhalten angibt (Fig. 736 *A*). Bei Distaplia sind nach Davidoff die vier Blastomeren noch völlig von gleicher Grösse.

Die dritte Theilungsebene ist eine äquatoriale und trennt in dem nun folgenden achtzelligen Stadium (Fig. 737 *B*) vier kleinere Furchungskugeln von vier grösseren ab. Nach der Auffassung der Autoren soll

durch diese Theilung die spätere ventrale Körperhälfte von der dorsalen getrennt werden. Die vier kleineren Furchungskugeln (*a*), welche dem animalen Pole näher liegen und die ventrale Körperfläche repräsentiren sollen, sind rein ectodermalen Charakters, während die vier grösseren Blastomeren (*b*), welche der vegetativen, und nach der Ansicht der Autoren, späteren dorsalen Körperhälfte angehören, nach Van Beneden und Julin gemischten Charakter haben. Aus ihnen gehen durch Theilung die grossen Entodermzellen hervor, während gleichzeitig kleinere Ectodermelemente von ihnen abgeschnürt werden, welche sich denen der ectodermalen Körperhälfte zugesellen. Dagegen sollen diese Zellen nach Seeliger und Davidoff rein entodermaler Natur sein.

Schon in diesem Stadium können wir gewisse Lageverschiebungen der Blastomeren beobachten, welche die Regelmässigkeit des späteren Furchungsablaufes beeinträchtigen. Diese Regelmässigkeit erscheint auch dadurch gestört, dass sich von nun an die Ectodermzellen rascher theilen, als die gemischten resp. entodermalen Elemente. Immerhin können wir noch ein durch Auftreten von Meridionalfurchen erreichtes sechzehnzelliges Stadium, ein durch weitere äquatoriale Theilung zu Stande gekommenes zweiunddreissigzelliges, sowie ein späteres vierundsechzigzelliges Stadium unterscheiden. Hinsichtlich der genaueren Details des Furchungsablaufes müssen wir den Leser auf die Untersuchungen von Seeliger (No. 50), Van Beneden und Julin (No. 8), sowie Chabry (No. 12 und 13) verweisen.

Schon im vierzelligen Stadium war das Auftreten einer entsprechend dem animalen und vegetativen Pole geöffneten Furchungshöhle bemerkbar. Im sechzehnzelligen Stadium erscheint dieselbe allseitig geschlossen. In den späteren Stadien verschwindet sie (Fig. 738 *A*, *f*) unter dem Einflusse einer von den Polen her sich geltend machenden Abflachung des Embryos, welche besonders an der entodermalen Körperhälfte deutlich ist, und welche der Einstülpung dieser Zellschicht zur Bildung des Gastrulastadiums vorhergeht.

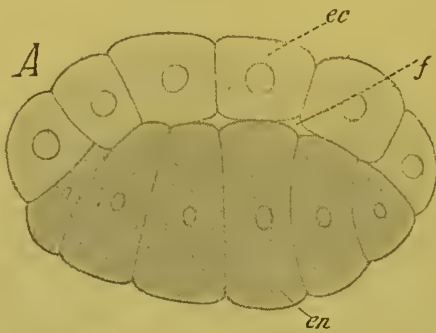
C. Keimblätterbildung. Anlage des Medullarrohrs und der Chorda.

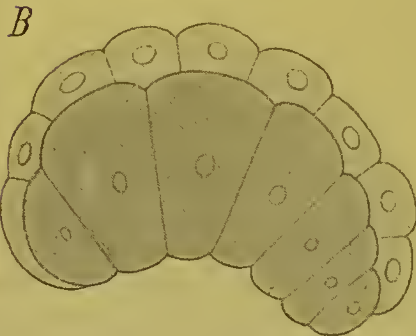
Durch die zuletzt geschilderten Veränderungen ist der Embryo aus dem Blastulastadium in eine Form übergeführt worden, welche wir mit Bütschli als Placula (Fig. 738 *A*) bezeichnen könnten. Von den beiden Zellschichten, welche den linsenförmigen Embryo jetzt zusammensetzen, ist die entodermale (*en*) aus grösseren, höheren Zellen aufgebaut, während die kleinzellige Ectodermschicht (*ec*) die erstere bereits haubenartig überdeckt. In einer zwischen beiden Zellenschichten vorhandenen Spalte (*f*) erkennen wir den Ueberrest der flachgedrückten Furchungshöhle. Der nun folgende Gastrulationsact (Fig. 738 *B* und *C* und Fig. 739) ist im Wesentlichen auf eine Einkrümmung des zweischichtigen Embryos zurückzuführen, wobei die Abflachung des Entodermzellfeldes in eine Einstülpung übergeht, während die Ectodermschicht sich immer mehr an der Oberfläche des Embryos ausbreitet. Man hat daher vielfach die Gastrulation der Ascidien als eine Zwischenform zwischen der epibolischen und der Invaginationsgastrula hingestellt.

Das so entstandene Gastrulastadium (Fig. 738 *C*) weist im Allgemeinen Mützenform auf. Die gewölbte Seite desselben ist mit den kleinen Ectodermzellen bedeckt, welche aus den Furchungskugeln der

animalen Hälfte hervorgegangen sind, während die abgeflachte Körperseite von dem grossen rundlichen Blastoporus eingenommen erscheint. Diese Seite soll sich in die spätere Rückenfläche des Embryos, die gewölbte Seite dagegen in die Bauchfläche desselben verwandeln.

Wenn wir das obengeschilderte Gastrulastadium (Fig. 739 *A*) nach jener Hauptaxe, welche den animalen mit dem vegetativen Pole des Eies und der ersten Furchungsstadien (*a*—*b*) verbindet, orientiren, so ergibt sich, dass jene Hauptaxe durch den Scheitel der Wölbung einerseits und durch den Mittelpunkt des Urmundes andererseits verlaufen wird. Dagegen müsste die spätere Längsaxe des Körpers eine zu der genannten Hauptaxe senkrechte Richtung einnehmen, da ja der Blastoporus nach der Ansicht der Autoren der späteren Rückenfläche entsprechen soll. Es würde dies ein Verhalten sein, welches von dem der übrigen Bilaterien abweicht, bei denen jene Primäraxe der Lage nach der späteren Längsaxe ungefähr entspricht. Erst durch eine secundäre Verschiebung gelangt der Blastoporus von dem vegetativen Pole des Embyros, an welchem sich nun das hintere Körperende ausbildet, nach einer Längsseite desselben. Nach dieser Orientirung würde die Dorsal- und Ventralseite an den ersten Entwickelungsstadien der meisten Bilaterien eine meridionale Lagerung einnehmen. Wir dürfen nach dem Gesagten auch für die Ascidien vermuthen, dass die Verlagerung des Blastoporus nach der Dorsalseite des Körpers erst das Resultat einer in den späteren Gastrulastadien stattfindenden Wachsthumsverschiebung ist, wie dies auch durch die Orientirung in Fig. 739 *A*—*C* angedeutet ist. Der Vergleich mit der Amphioxusentwickelung ist geeignet, diese Vermuthung in gewisser Weise zu stützen (vgl. unten pag. 1432). Es würde nach dieser Auffassung die Orientirung, welche die Autoren den Furchungsstadien geben, indem sie die animale Hälfte auf die spätere ventrale Körperhälfte beziehen und umgekehrt die vegetative auf die spätere dorsale, als eine nicht ganz zutreffende betrachtet und nur unter gewissen Einschränkungen zugelassen werden können.





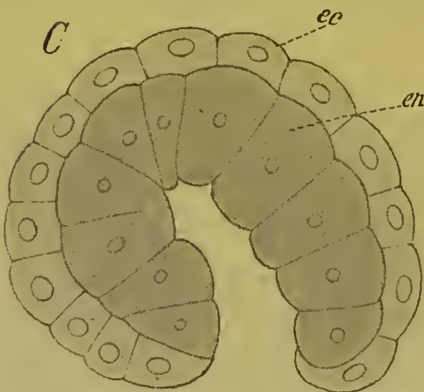


Fig. 738. Gastrulation bei Clavellina (nach Seeliger).
A Placulastadium, *B* beginnende, *C* vollendete Einstülpung (Medianschnitte). *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle.

Das Gastrulastadium weist schon im Anfange einen durch die Vertheilung der Zellen deutlich erkennbaren bilateral-symmetrischen Bau

auf. In späteren Stadien wird die bilaterale Symmetrie noch bemerkbarer durch den Umstand, dass das spätere Vorderende des Körpers sich durch eine stärkere Krümmung der beiden Körperschichten (Fig. 739 *B*) hervorhebt. Diese steht in Zusammenhang mit der allmählichen Verkleinerung des Blastoporus, welche sich an der Rückenseite des Embryos in der Weise geltend macht, dass der letzte Rest nahe dem hinteren Körperende gelegen ist (Fig. 739 *C*). Während der Blastoporus ursprünglich eine weite ovale Oeffnung darstellt, erscheint er in späteren Stadien herzförmig, um schliesslich in eine kleine, hintere Offnung überzugehen (Fig. 740 *b—b''*). Diese Verengerung des Blastoporus wird hauptsächlich durch eine Lageverschiebung seines vorderen Randes und seiner Seitenränder bewirkt, während sein Hinterrand unverändert bleibt. Die Verhältnisse sind hier ganz ähnliche, wie bei Amphioxus. Wir werden hier einen von vorne nach hinten fortschreitenden Verschluss des ursprünglich nach der ganzen Länge des Rückens sich ausdehnenden Blastoporus annehmen dürfen.

Schon während dieser Stadien streckt sich der Embryo etwas nach der Richtung der späteren Längsaxe (Fig. 739 *C*). Seine Rückenseite (*d*) ist durch eine Abflachung kenntlich, und weist an ihrem hinteren Ende den Rest des Blastoporus (*p*) auf, während die Ventralseite gewölbt erscheint. Van Beneden und Julin haben darauf hingewiesen, dass das hintere Körperende an dem Gastrulastadium stets durch das Vorhandensein zweier kleiner keilförmiger Ectodermzellen gekennzeichnet sei, welche, am Rande des Blastoporus gelegen, die Grenze gegen die Entodermschicht darstellen (Fig. 741 *x*).

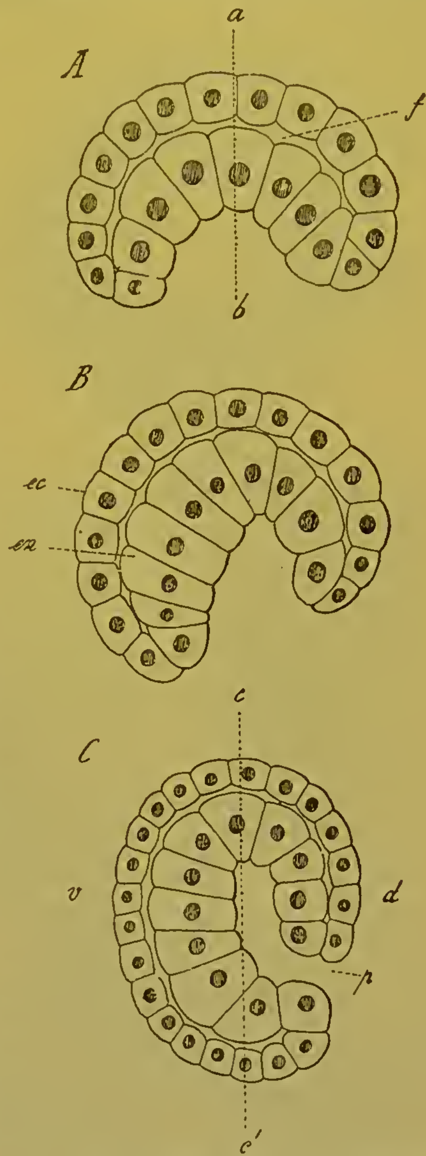


Fig. 739. Drei auf einander folgende Gastrulastadien von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A beginnende Einstülpung.

B Hervortreten der bilateralen Symmetrie.

C Verengerung des Blastoporus.

a—b Hauptaxe des Gastrulastadiums, *c—c'* spätere Längsaxe des Körpers, *d* Dorsalseite, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Furchungshöhle, *p* Blastoporus, *v* Ventralseite.

Bereits in den erwähnten späteren Gastrulastadien machen sich die ersten Anfänge histologischer Differenzirung bemerkbar. Dieselbe bezieht sich nicht bloss auf die Unterschiede zwischen den Ectoderm- und Entodermelementen, von denen sich letztere durch beträchtlichere Grösse, stärkere Granulirung und dunklere Färbung auszeichnen, sondern es werden bereits Differenzirungen im Bereiche dieser Keimblätter kenntlich. So zeichnen sich jene Ectodermzellen, welche den Rand des Blastoporus umgrenzen (Fig. 741 *A*, *n*), durch die Grösse ihrer Kerne, ihre stärkere

Färbbarkeit mit Carmin, und durch ihre kubische Gestalt vor den übrigen Ectodermzellen aus, welche sich bald abplatten. Dieser Ring von Zellen ist die erste Anlage des **Centralnervensystems** und wandelt sich bei dem fortschreitenden Verschlusse des Blastoporus in die Medullarplatte um. Diese Anlage besteht zur Zeit ihres ersten Auftretens an den Seiten des noch weit geöffneten Blastoporus aus einer einfachen Reihe von Zellen, während dieselben vor dem Blastoporus bereits in mehrfacher Reihe vorhanden sind. In späteren Stadien (Fig. 741) gewinnt mit der fortschreitenden Verengerung des Blastoporus dieser vor demselben gelegene Theil der Medullarplatte immer mehr an Ausdehnung und stellt in jenem Stadium, in welchem der Blastoporus nur mehr durch eine kleine Oeffnung vertreten ist (Fig. 742), ein umfangreiches, in querer Richtung eingekrümmtes Feld dar. Die so erzeugte, nach vorne offene Medullarrinne ist von zwei seitlichen Wülsten (Medullarwülsten, *m*) begrenzt, welche hinter dem Blastoporus halbkreisförmig in einander übergehen.

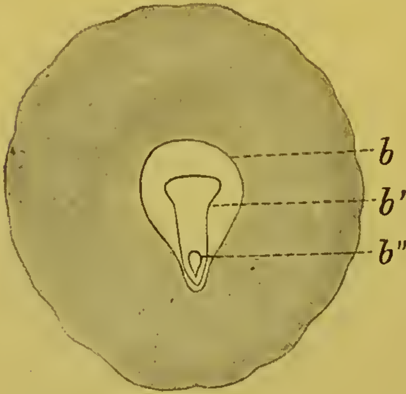


Fig. 740. Dorsalansicht eines Embryos von Clavellina (nach Seeliger).

b, *b'*, *b''* Gestalt des Blastoporus in drei auf einander folgenden Stadien der Entwicklung.

Eine ganz ähnliche Differenzirung, wie jene, welche in diesen

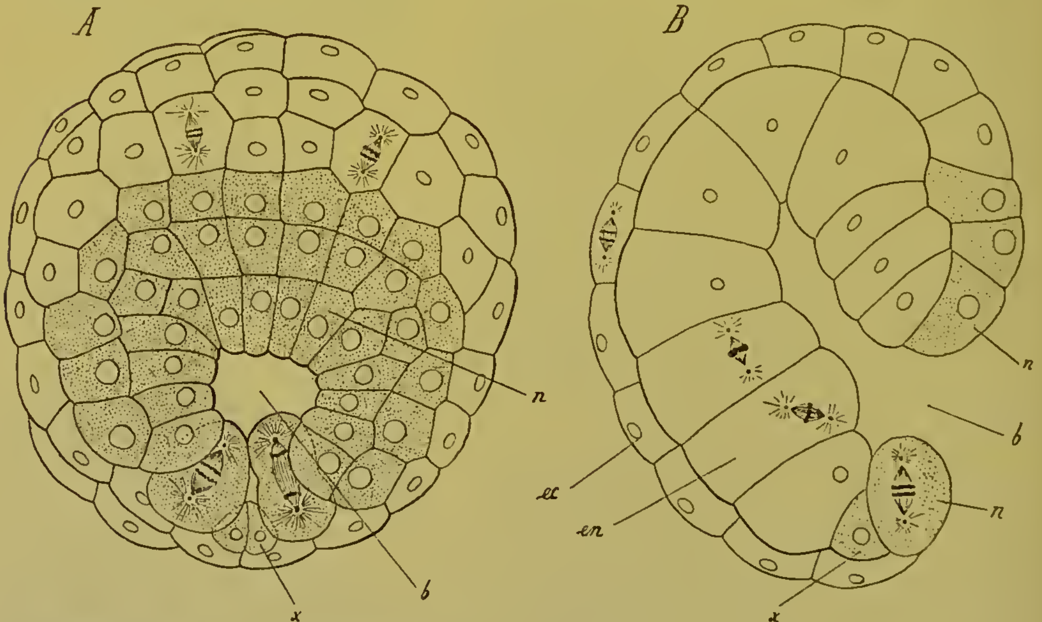


Fig. 741. Gastrulastadium von Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht, *B* Medianschnitt.

b Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Zellen des Nervenringes, *x* kleine, keilförmige Ectodermzelle.

Stadien im Bereiche des Ectoderms zur Ausbildung der Medullarplatte führt, kann man an dem Entoderm wahrnehmen (Fig. 745). Während

die den Entodermsack zusammensetzenden Zellen im Allgemeinen gross und succulent erscheinen, zeigen sich im Bereiche der dorsalen Decke kleinere Zellen, welche ursprünglich zu einem den Blastoporus umziehenden Ringe angeordnet sind, dessen eine Seite jedoch sich bald bei der fortschreitenden Verengerung des Blastoporus zu einem vor demselben gelegenen Felde von Zellen erweitert. Die ganze Bildung stellt die gemeinsame Anlage des **Mesoderms** und der Chorda dar. Bald trennen sich im Bereiche des erwähnten, vor dem Blastoporus gelegenen Feldes die mittleren Zellen deutlicher ab. Sie stellen die plattenförmige Chordaanlage (Fig. 745 *ch*) dar, während sich die seitlich gelegenen Zellen in die Mesodermstreifen (*ms*) umwandeln.

Bei den dotterreichen Eiern der Synascidien weist die Keimblätterbildung gewisse Modificationen auf. Die Furchungshöhle, welche bei Phallusia ziemlich umfangreich ist, erscheint bei Clavellina bereits von ge-

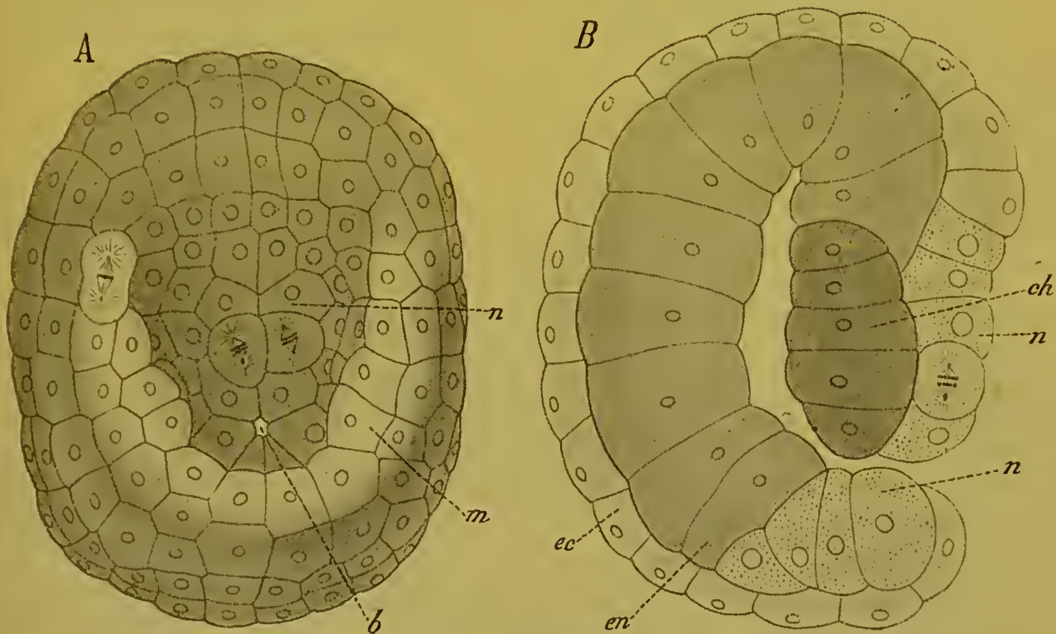


Fig. 742. Späteres Entwicklungsstadium von Clavellina Rissoana mit stark verengtem Blastoporus und zur Zeit des Auftretens der Medullarwülste (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht, *B* Medianschnitt.

b Blastoporus, *ch* Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Medullarwülste, *n* Zellen des Nervenringes.

ringerem Umfange, während sie bei Distaplia (nach Davidoff) überhaupt nur in den ersten Stadien als enge Spalte zu erkennen ist. Auch bleiben die Entodermzellen hier nicht lange in einer einfachen Schicht angeordnet, sondern, indem sie sich in radialer Richtung theilen, gewinnen sie eine mehrschichtige Anordnung. Das Gastrulastadium wird hier im Wesentlichen durch Epibolie erreicht (Fig. 743). Besonders in der vorderen Körperhälfte findet eine reine Umwachsung statt, während in der hinteren Körperhälfte eine kleine, grubenförmige Einsenkung (Fig. 743 *B*) den letzten Rest einer Invaginationshöhle andeutet. Diese Höhle verschwindet jedoch nach Schluss des Blastoporus vollständig (Fig. 744). Das Entoderm stellt dann eine solide Zellmasse dar, in welcher bald Grössendifferenzen unter den einzelnen

Zellen zu erkennen sind. Die Stelle des Blastoporus ist von der Neuralplatte (*n*) eingenommen.

Die Umwandlung der in den genannten Stadien in querer Richtung bereits etwas eingekrümmten Medullarplatte in ein geschlossenes Medullarrohr vollzieht sich in der Weise, dass die von den Rändern der Medullarplatte sich erhebenden Medullarwülste gegen einander wachsen (Fig. 747) und mit einander verschmelzen.

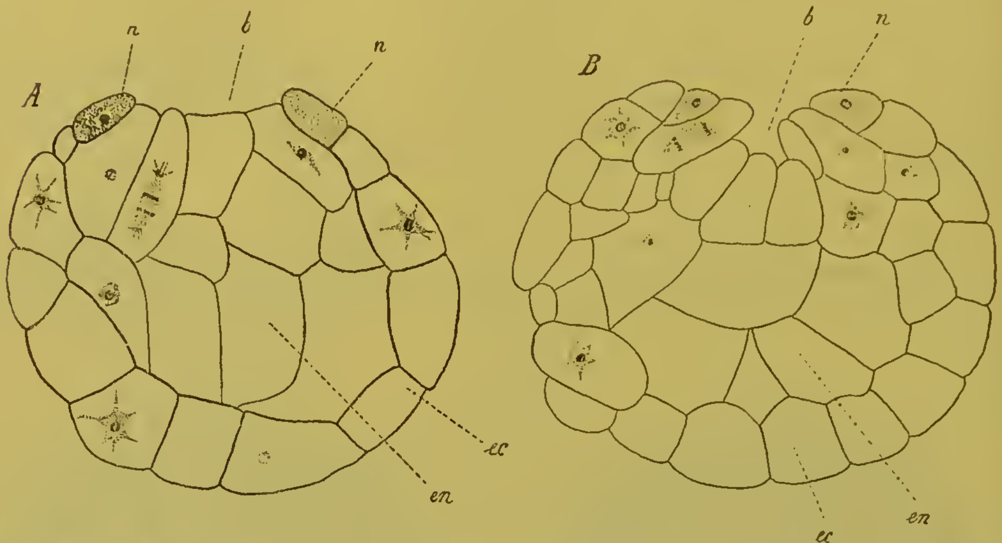


Fig. 743. Querschnitte durch zwei Gastrulastadien von Distaplia magnilarva (nach DAVIDOFF).
A Jüngeres Stadium.
B Querschnitt durch die hintere Parthie eines älteren Stadiums.
b Blastoporus, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Nervenring.

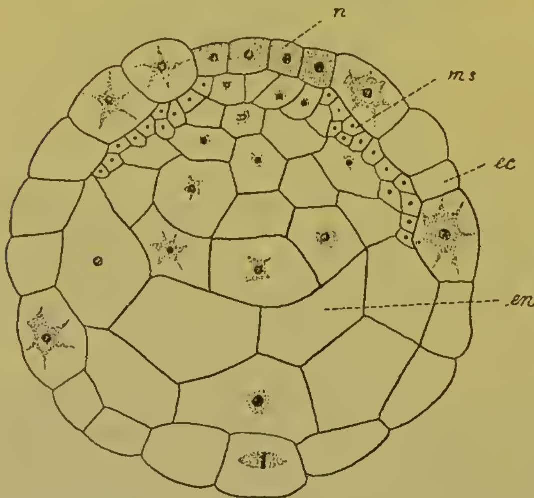


Fig. 744. Querschnitt durch einen Embryo von Distaplia magnilarva nach Verschluss des Blastoporus (nach DAVIDOFF).
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Nervenplatte.

Die Ausbildung des Medullarrohres schreitet von hinten nach vorne fort, und zwar nimmt an derselben jene Falte besonderen Antheil, welche die beiden seitlichen Medullarwülste hinter dem Blastoporus halbkreisförmig mit einander verbindet (vgl. Fig. 742 und 745). Man gewinnt dann besonders an medianen Längsschnitten (Fig. 745 *B*) den Eindruck, als wenn die Ausbildung des Medullarrohres dadurch zu Stande käme, dass die hintere Blastoporuslippe die vordere überwächst. Man kann sich jene Wachsthumsprocesse mit METSCHNIKOFF dadurch veranschaulichen, dass man an die Bewegung eines Menschen denkt, welcher mit seiner Unterlippe seine Nasenspitze zu erreichen sucht. Man muss jedoch dabei im Auge behalten, dass bei dem fortschreitenden Vorwachsen dieser hinteren Medullarfalte die seitlichen Medullarwülste in dieselbe ein-

bezogen werden, sowie dass jene Falte eigentlich nicht der Blastoporuslippe selbst entspricht, sondern eine an dieser Stelle gelegene reine Ectodermalfalte

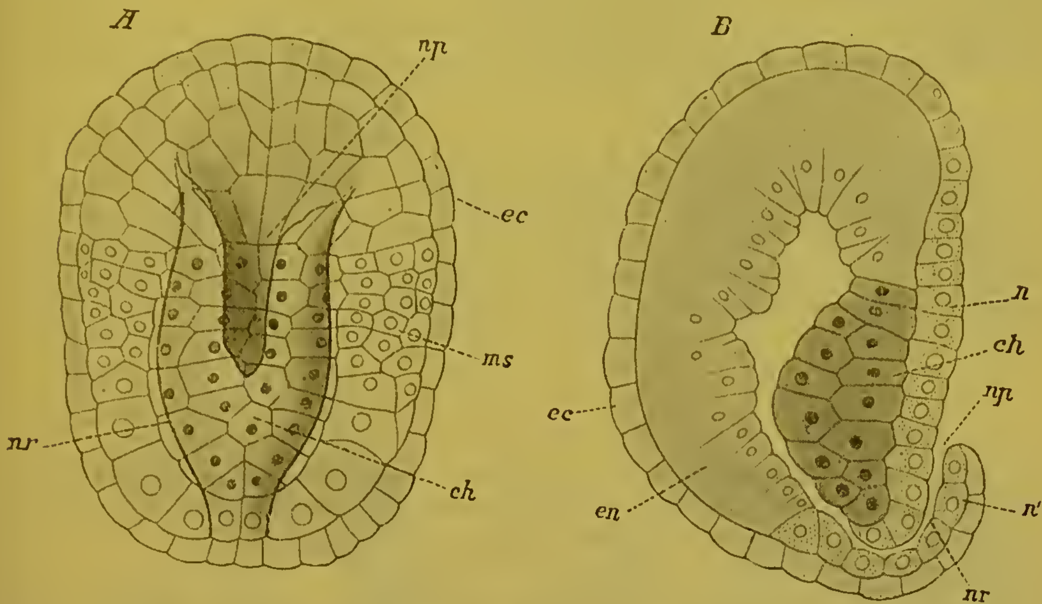


Fig. 745. Stadium der Bildung des Neuralrohres von Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).

A Dorsalansicht; die eingezeichneten Zellgrenzen beziehen sich auf die dorsale Entodermwand.

B Medianschnitt.

ch Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Zellen der Nervenplatte, *n'* Dach des Neuralrohres, *nr* Neuralrohr, *np* der hier noch sehr weite Neuroporus.

ist, so dass nach Ausbildung des Medullarrohres das aus dem inneren Blatte derselben hervorgegangene Dach des Medullarrohres (*n'*) auch dem Ectoderm zuzurechnen ist, was gegenüber den Ansichten Metschnikoff's (No. 42) hervorgehoben zu werden verdient.

Wie wir sehen werden (pag. 1433), bildet sich das Medullarrohr bei Amphioxus in der Weise, dass die etwas eingekrümmte Medullarplatte in die Tiefe versenkt wird, während über dieselbe von den Rändern her eine einschichtige Ectodermlage sich hinüberschiebt. Erst später biegt sich die Medullarplatte zur Bildung eines Rohres ein. Diese Bildungsweise, welche als „Ueberschiebung" bezeichnet werden könnte, und welche sich von der Entwicklung des Medullarrohres durch Faltenbildung ableiten lässt, hat Seeliger (No. 50) auch für Clavellina angegeben, doch wurden seine diesbezüglichen Beobachtungen von Van Beneden und Julin (No. 10) nicht bestätigt. Ebenso haben die genannten Autoren der Angabe Seeliger's, dass die Neuralrinne zur Zeit ihrer Entstehung sich über den Blastoporus hinaus nach hinten verlängere, nicht beigepflichtet.

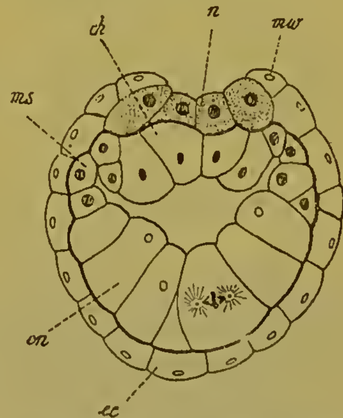


Fig. 746. Querschnitt durch einen Embryo von Clavellina (nach Van Beneden und Julin).

ch Chordaanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesodermdivertikel, *mw* Medullarwülste, *n* Neuralplatte.

Zur Zeit der Ausbildung des Medullarrohres ist der Blastoporus noch nicht vollständig geschlossen. Sein Rest, ursprünglich im Grunde der sich ausbildenden Medullarrinne gelegen, erhält sich noch längere Zeit als Canalis neurentericus und stellt eine Communication zwischen dem Darmlumen und dem Centralkanal des Medullarrohres her (Fig. 745 *B*).

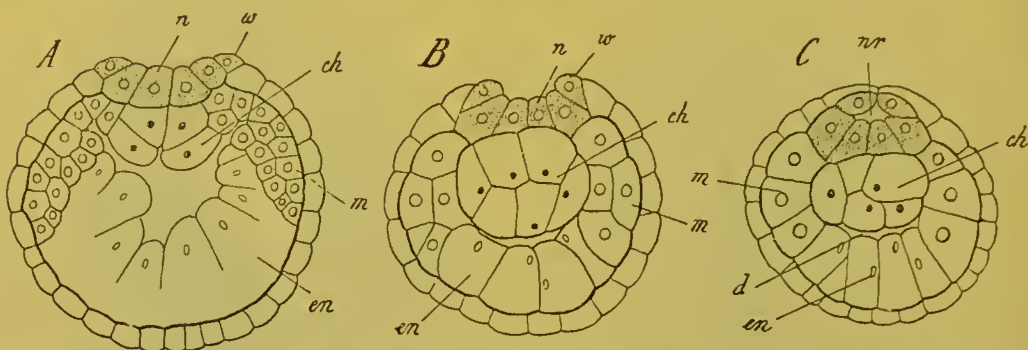


Fig. 747. Querschnitte durch einen Embryo von Clavellina Rissoana im Stadium der Figur 745 (nach VAN BENEDEN und JULIN, etwas verändert).
A Querschnitt durch den vorderen
B Querschnitt durch den mittleren } Körperabschnitt.
C Querschnitt durch den hinteren
ch Chorda, *d* Darmlumen, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *n* Nervenplatte, *nr* Neuralrohr.

Da die Ausbildung des Medullarrohres von hinten nach vorne fortschreitet, so erhält sich noch lange eine Öffnung an dem vorderen Ende desselben: der sog. Neuroporus (Fig. 749 *np*).

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Medullarrohres findet die Sonderung des **Mesoderms** und der **Chorda dorsalis** statt. Die Entstehung dieser Anlagen lässt sich — wie vor Allem aus der detaillirten

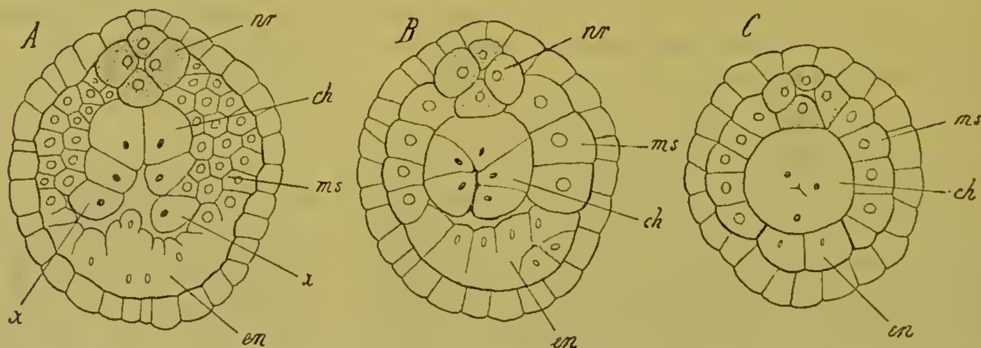


Fig. 748. Querschnitte durch einen Embryo von Clavellina Rissoana im Stadium der Figur 749 (nach VAN BENEDEN und JULIN, etwas verändert).
A Querschnitt durch den vorderen
B Querschnitt durch den mittleren } Körperabschnitt.
C Querschnitt durch den hinteren
ch Chorda, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *nr* Neuralrohr, *x* dorsale Schlusszellen des Darmkanals.

Schilderung von VAN BENEDEN und JULIN zu ersehen ist — im Wesentlichen auf dieselben Entwicklungsprocesse zurückführen, wie bei Amphioxus, wenngleich die Verhältnisse hier nicht so klar zu Tage treten und besonders im hinteren Körperabschnitte modificirt erscheinen. Der Embryo nimmt nämlich bald eine langgestreckte, mehr birnförmige

Gestalt an (Fig. 749), an welcher der hintere verschmälerte Abschnitt dem späteren Schwanzabschnitte der Larve entspricht. Im vorderen, erweiterten Abschnitte entsteht das Mesoderm durch Ausbildung paariger Divertikel (Fig. 746 *ms*, 747 *A*, *m*), welche sich von der dorsalen Wand des Urdarmes abfalten. Sehr bald verschwindet allerdings das Lumen dieser paarigen Cölomsäcke (Fig. 748 *A*, *ms*) und die Zellen ihrer Wand, welche ursprünglich in zwei Schichten (somatisches und splanchnisches Blatt) angeordnet erschienen, zeigen sich dann unregelmässiger in mehreren Lagen zwischen Ectoderm und Entoderm eingeschoben. Jene Entodermzellen, welche zwischen beiden Cölomdivertikeln die Decke der Urdarmwandung zusammensetzen (Fig. 746, 747 *A*, 748 *A*, *ch*), stellen im Wesentlichen die Anlage der Chorda dar. Sie bilden anfangs eine leicht dorsalwärts eingekrümmte Platte (Fig. 746). In späteren Stadien erleiden

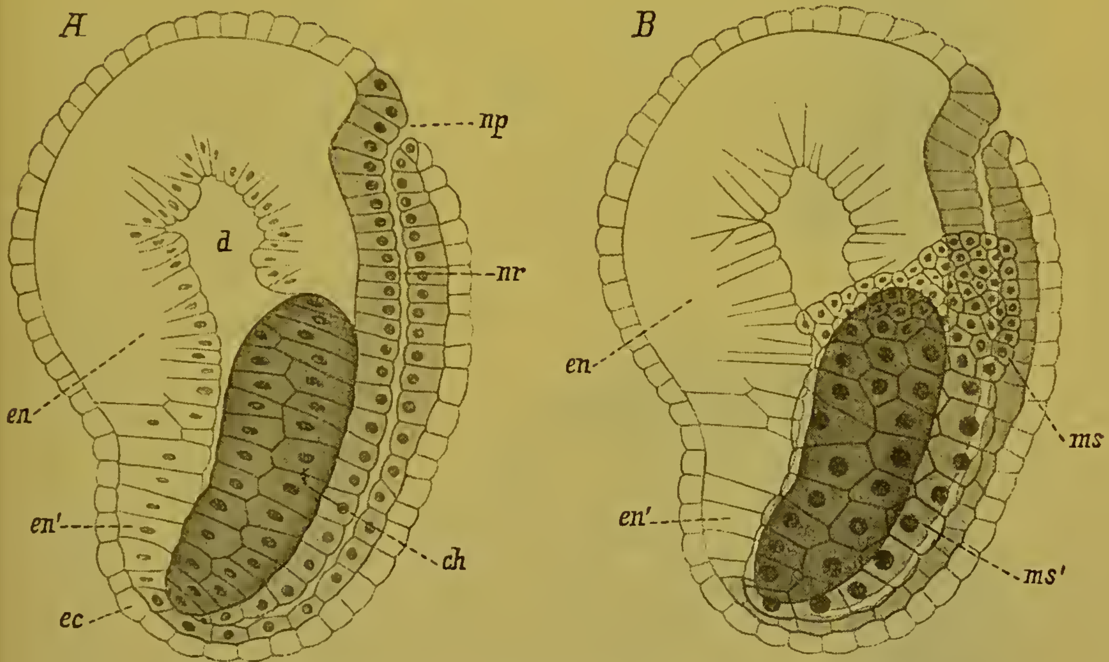


Fig. 749. Stadium der beginnenden Sonderung von Rumpf- und Schwanzabschnitt bei Clavellina Rissoana (nach Van Beneden und Julin).
A Medianschnitt, *B* Seitenansicht.
ch Chorda, *d* Urdarmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* subchordaler Entodermstrang, *ms* vorderer, kleinzelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *ms'* hinterer, grosszelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

diese. Zellen eine Verschiebung gegen einander, wodurch ein solider, im Querschnitte rundlicher Zellstrang gebildet wird. Dass die Entstehung dieses Zellstranges, wie bei Amphioxus, auf die Bildung einer medianen Falte des Urdarmes zurückzuführen ist, beweisen die Querschnitte durch das vorderste Ende der Chordaanlage (Fig. 747 *A*, 748 *A*), an denen thatsächlich eine Einfaltung der die Chordaanlage darstellenden Zellplatte zu erkennen ist (Van Beneden und Julin Nr. 10).

Bei Amphioxus geht nach Hatschek die mediane Falte der Darmwand nicht vollständig in die Bildung der Chorda auf. Ihre seitlichen Zellen, welche an die Cölomdivertikel angrenzen, liefern dorsale Schlussstücke

des Darmes, welche nach Abtrennung der Chordaanlage und des Mesoderms die Decke des definitiven Darmes bilden helfen. VAN BENEDEN und JULIN vermuthen ähnliche Verhältnisse für den vordersten Abschnitt der Chorda-anlage bei den Ascidien (vergl. Fig. 748 *A*, *x*).

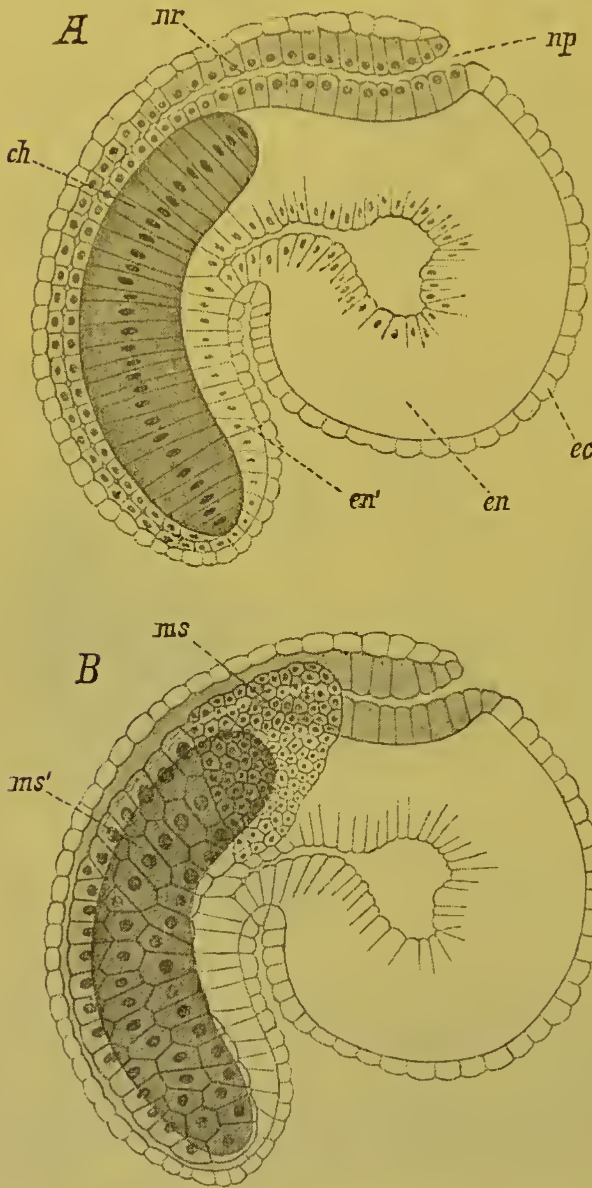


Fig. 750. Späteres Entwicklungsstadium von Clavellina Rissoana (nach VAN BENEDEN und JULIN).

A Medianschnitt, *B* Seitenansicht.

ch Chorda, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *en'* subchordaler Entodermstrang im Schwanzabschnitt, *ms* vorderer, kleinzelliger Abschnitt der Mesodermstreifen, *ms'* hinterer, grosszelliger (Schwanz-) Abschnitt der Mesodermstreifen, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

Eine gewisse Garantie für die Richtigkeit der Beobachtungen VAN BENEDEN und JULIN's scheint darin gegeben zu sein, dass sich dann eine auffallende Uebereinstimmung mit der Mesodermbildung von Amphioxus herausstellen würde. Allerdings haben diese Beobachtungen durch DAVIDOFF, welcher Clavellina und Distaplia auf ihre Mesodermbildung untersucht hat (No. 14), und auch durch WILLEY (No. 54a) keine Bestätigung erfahren. Nach DAVIDOFF sollen sich die Mesodermzellen von bestimmten, im Umkreis des Blastoporus gelegenen Entodermzellen (Mesodermgonaden) abschnüren und in ursprünglich einfacher Schicht unter dem Entoderm anordnen. Es wäre dies eine Art von Mesodermbildung durch Delamination. Cölomdivertikel konnte DAVIDOFF nicht beobachten. Die Mesodermgonaden sollen selbst im Verbande des Entoderms verbleiben und nach vollendeter Production des Mesoderms zum Theil an der Bildung der Chorda und zum Theil an der des Darmkanals participiren.

Im hinteren Leibesabschnitte (der späteren Schwanzregion) erscheinen die Verhältnisse durch den frühzeitigen Schwund des Darmlumens modificirt (Fig. 747 *C*). Hier wird die strangförmige Chordaanlage durch das sich ausbildende Medullarrohr nach innen gedrängt, so dass sie dann das Darmlumen vollständig erfüllt. Von den übrigen Zellen der Entoderm-

wand gehen die seitlich gelegenen, von denen sich meist am Querschnitte jederseits drei vorfinden, direct in grosse Mesodermelemente über, welche die Chordaanlage seitlich bedecken und später die Schwanzmuskulatur liefern. Es bleiben dann noch die der ventralen Mittellinie genäherten Entodermzellen (Fig. 747 *C*, 748 *C*, *en*) übrig, welche den Charakter gewöhnlicher Entodermzellen beibehalten und (häufig zu zweien in jedem Querschnitte angeordnet) einen mit dem Darm im Zusammenhange bleibenden Zellstrang bilden, in welchem wir das Rudiment eines Schwanzabschnittes des Darmkanals erkennen (Fig. 749 *A*, 750 *A*, *en'*).

Im Bereiche des Schwanzabschnittes geht die Sonderung des Mesoderms und der Chorda demnach in der Weise vor sich, dass der Urdarm einfach in die betreffenden Anlagen aufgetheilt wird. Immerhin werden wir diese Bildungsweise von der oben für den vorderen Körperabschnitt geschilderten ableiten können. Wir werden hierbei (mit VAN BENEDEN und JULIN) für diese Region das Vorhandensein eines durch das Einwuchern der Chordaanlage im Querschnitte halbmondförmig comprimirten Urdarmlumens annehmen dürfen. Es erhebt sich hierbei die Frage, ob die Mesodermschicht des Schwanzabschnittes auf das splanchnische oder somatische Blatt der vorderen Mesodermanlage zu beziehen sei. VAN BENEDEN und JULIN neigen sich der ersteren Annahme zu. Schon SEELIGER (No. 50) hatte auf die Uebereinstimmung der Mesodermzellen des Schwanzabschnittes mit den Zellen der inneren Schicht des Mesoderms der vorderen Körperregion hingewiesen.

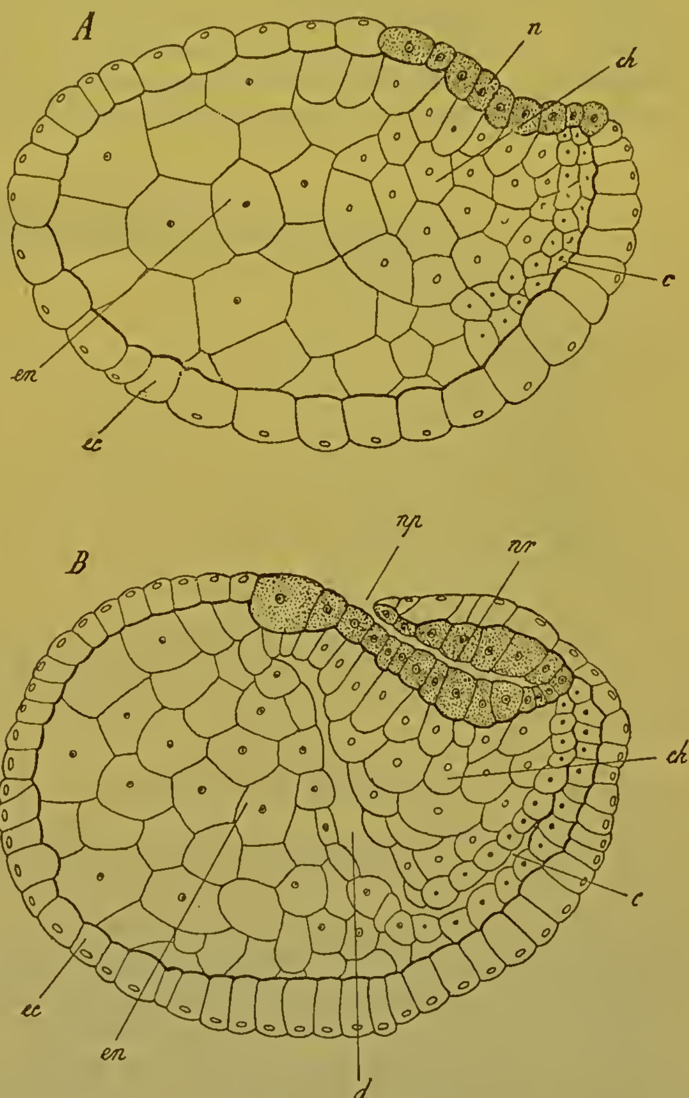


Fig. 751. Zwei Entwicklungsstadien von Distaplia magnilarva im Medianschnitt (nach DAVIDOFF).
c caudaler Abschnitt der Darmanlage, *ch* Chordaanlage, *d* Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Neuralplatte, *np* Neuroporus, *nr* Neuralrohr.

Das Mesoderm und die Chorda sind demnach Derivate des primären Entoderms. Ihre Bildungsweise lässt sich auf die auch bei Amphioxus

zu beobachtende Form der Abfaltung zurückführen. Ein Hauptunterschied gegenüber dem Amphioxus erscheint darin gegeben, dass an der Mesodermanlage der Ascidien keine Spur der bei ersterer Form so frühzeitig zu erkennenden Segmentirung aufzufinden ist. Die beiden Mesodermstreifen zeigen sich hier nur aus zwei differenten Parthien (Fig. 749 *B*, 750 *B*) zusammengesetzt: einem vorderen (*ms*), aus kleinen Zellen bestehenden, mehrschichtigen Abschnitt, welcher durch Abfaltung im Bereiche des vorderen Körperabschnittes entstanden ist, und einem hinteren, aus grossen, in einfacher Schicht gelagerten Zellen bestehenden Theil (*ms'*), welcher der Schwanzregion angehört. Der vordere Abschnitt des Mesoderms bildet später ein die primäre Leibeshöhle erfüllendes Mesenchym (Fig. 754 *ms*), welches die Blutkörperchen, Bindegewebe, Körpermuskeln, sowie die Genitalorgane und Excretionsorgane liefert, während aus dem hinteren Abschnitt die larvale Schwanzmuskulatur (Fig. 755 *B*, *m*) hervorgeht.

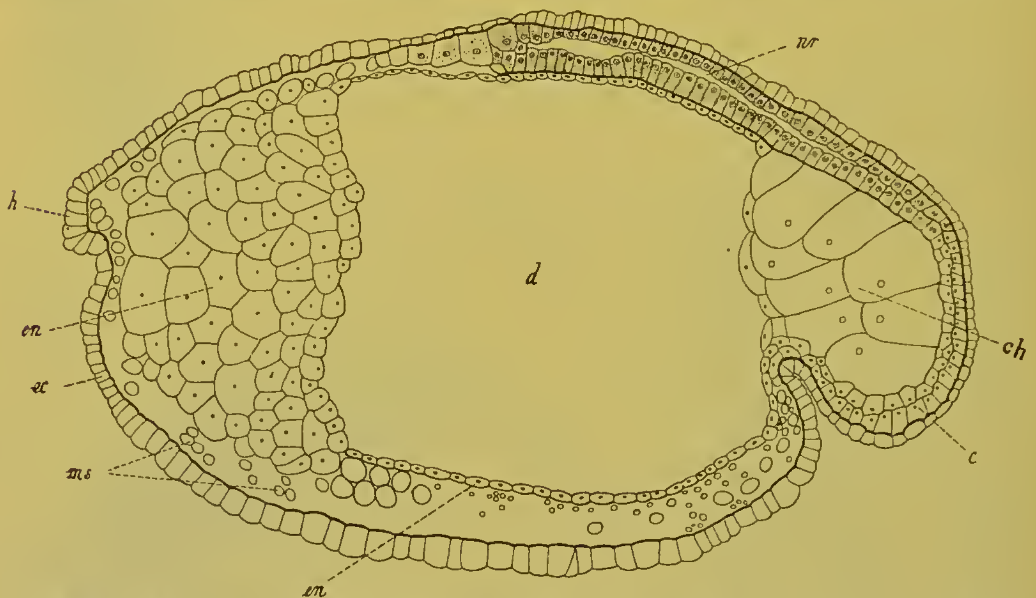


Fig. 752. Späteres Entwicklungsstadium von Distaplia magnilarva (nach Davidoff).
c caudale Fortsetzung des Darmkanals, *ch* Chordaanlage, *d* Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *h* Haftpapillen, *ms* Mesenchymzellen, *nr* Neuralrohr.

Bei Distaplia, bei welcher das Entoderm nach Verschluss des Blastoporus eine solide Zellmasse darstellt (Fig. 744, 751 *A*), entsteht die Darmhöhle erst später durch Auseinanderweichen dieser Zellen (Fig. 751 *B*). Es wird hierdurch ein hinterer Körperabschnitt markirt, im Bereich dessen die Zellen des Entoderms sich in die Anlage der Chorda (Fig. 751 *ch*) und des subchordalen rudimentären Darmfortsatzes (*c*) sondern, während die im vorderen Körperabschnitte gelegenen grossen Entodermzellen (Fig. 752 *en*) sich später dem Mesenchym beimischen und wahrscheinlich zu Grunde gehen. Im Uebrigen bestehen zwischen der Entwicklung von Distaplia, welche uns durch Davidoff (Nr. 14) bekannt geworden ist, und derjenigen der übrigen Ascidien keine wesentlichen Differenzen. Es ist hervorzuheben, dass die Elemente des Nahrungsdotters hier in sämmtlichen Geweben (Ectoderm, Mesoderm und Entoderm) gleichmässig vertheilt erscheinen.

D. Ausbildung der freischwimmenden Larvenform.

Aeussere Körperform. Wir haben bereits oben darauf hingewiesen, dass der Embryo zur Zeit der Ausbildung des Medullarrohrs eine längsgestreckte, birnförmige Gestalt gewinnt. Es trennt sich hierdurch ein vorderer, breiter, von einem hinteren, schmäleren Körperabschnitte (vgl. Fig. 749), aus welchem der Schwanz der Larve hervorgeht. Letztere Region wächst nun zunächst bedeutend in die Länge, und zwar — wie SEELIGER hervorhebt — weniger durch Vermehrung, als durch Streckung der sie zusammensetzenden Zellen. Gleichzeitig schnürt sie sich deutlicher von dem vorderen Körperabschnitte ab und nimmt eine ventralwärts eingekrümmte Lagerung an (Fig. 750). Bei fortschreitendem Längenwachsthum des nach vorne und unten eingekrümmten Schwanzes erreicht dessen hinterstes Ende nicht bloss das Vorderende des Körpers, sondern es wächst sogar an dessen rechter Seite wieder nach aufwärts. Hierbei erleidet der Schwanz auch eine gewisse Drehung um seine Längsaxe, so dass das Nervenrohr nach der linken Seite des Embryos gerückt erscheint (Fig. 757 pag. 1294).

Der vordere Körperabschnitt, welcher anfangs rundlich erscheint, streckt sich später in die Länge, so dass er an der Larve eine mehr längsovale Gestalt annimmt (Fig. 754, 755). Es machen sich bald an seinem Vorderende drei als Verdickungen des Ectoderms entstehende Vorragungen bemerkbar, die Anlagen der sog. Haftpapillen (Fig. 754, 755, 757 *h*), durch welche unter Vermittlung eines von ihrem drüsig modificirten Epithel abgeschiedenen Secretes die spätere Festheftung der Larve sich vollzieht.

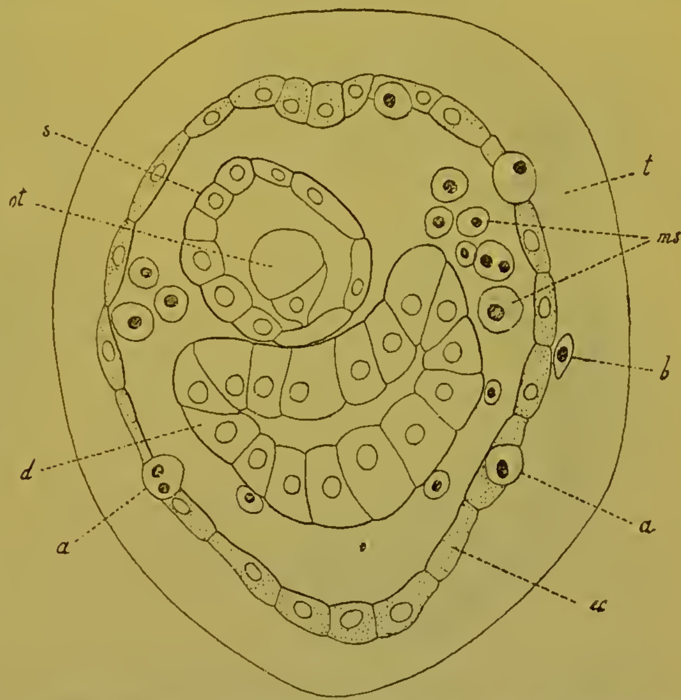


Fig. 753. Querschnitt durch eine bereits festgesetzte Larve von Phallusia mammillata (nach KOWALEVSKY). *a* Mesenchymzellen im Durchtritt durch das Ectoderm begriffen, *b* Mesenchymzelle in dem Cellulosemantel, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *s* Querschnitt durch die Sinnesblase, *t* Cellulosemantel.

BALFOUR hat darauf hingewiesen, dass, da sich ähnliche Haftapparate bei den Amphibienlarven und (vor dem Munde) bei den Larven mancher Ganoiden (Acipenser, Lepidosteus) vorfinden, hier vielleicht ein gemeinsam vererbtes Merkmal des Chordonierstammes vorliege. Es muss jedoch als zweifelhaft erscheinen, inwieweit wir es hier mit wirklich homologen Bildungen oder nur mit Analogien zu thun haben.

Nach Sprengung der Eihüllen geht die Larve aus der gekrümmten Lage in eine gestreckte über. Der Schwanz ist dann in der directen

Fortsetzung der Längsaxe des Körpers nach hinten gelegen (Fig. 755 und 760 *A* pag. 1300).

Mantel. Die Ectodermzellen, welche ursprünglich mehr cubische Gestalt hatten, später jedoch eine flachere Form annehmen, scheiden zur Zeit der Entwicklung des Schwanzabschnittes an ihrer äusseren Oberfläche eine homogene, cuticulare Schicht ab, welche von ihrem ersten Auftreten an die Cellulosereaction zeigt. Es ist die erste Anlage des Cellulose-Mantels der Ascidie. Im Bereiche der Schwanzregion erhebt sich diese Schicht zur Bildung eines dorsalen und ventralen Flossensaumes (Fig. 756 *fl*, pag. 1290). Während der Mantel bei Doliolum und den Appendicularien zeitlebens eine derartige einfache homogene Cuticularschicht bleibt,

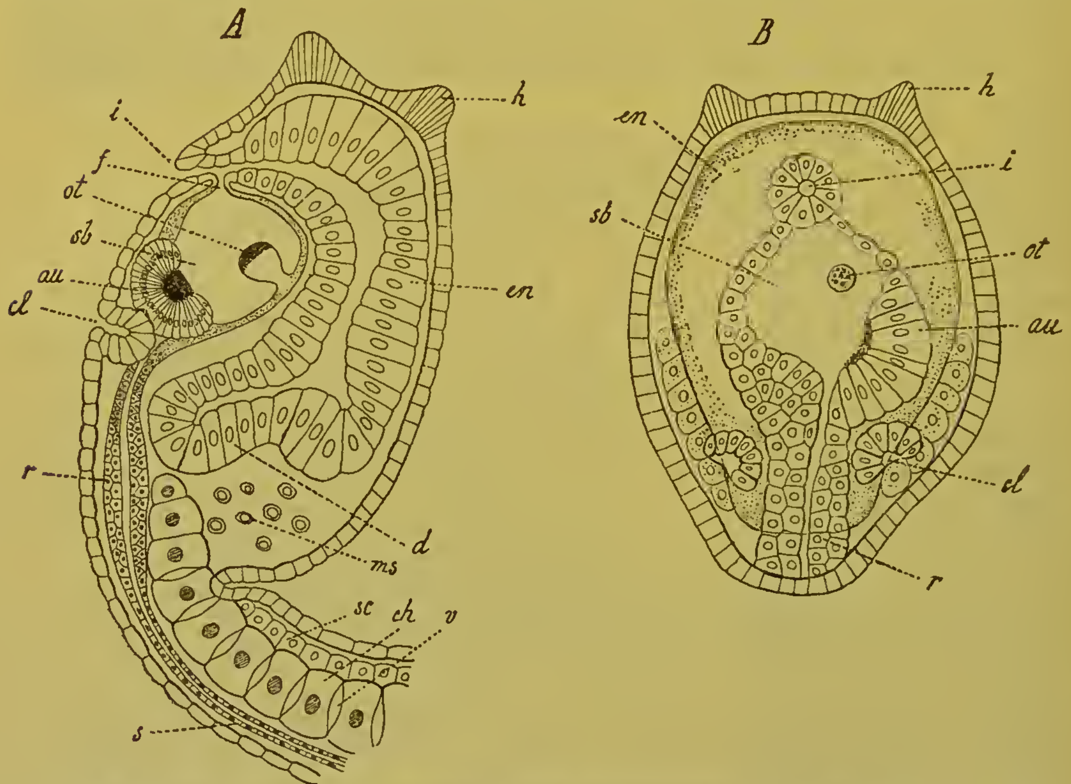


Fig. 754. Embryonen späterer Stadien von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A Seitenansicht, *B* Dorsalansicht.

au Auge, *ch* Chorda, *cl* Cloakenbläschen, *d* Anlage des Darmkanals, *en* Entodermsack, *f* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *r* Rumpfabschnitt und *s* Schwanzabschnitt des Medullarrohres, *sb* Sinnesblase, *sc* subchordaler Entodermstrang, *v* Vacuolen zwischen den Chordazellen.

verdickt er sich bei den Ascidien (sowie bei den Pyrosomen und Salpen) beträchtlich, und es wandern einzelne Zellen in die Cellulose-Schicht ein. Während man bisher im Anschlusse an O. Hertwig (Nr. 25) glaubte, dass diese in die Cellulose-Substanz einwandernden Zellen dem Ectoderm entstammen, hat neuerdings Kowalevsky (Nr. 32) den Nachweis erbracht[1]), dass die Mantelzellen dem Mesoderm des Embryos angehören. Es sind Mesodermzellen, welche das Ectoderm durchbohren und auf diese Weise nach aussen wandern (Fig. 753). Sie nehmen dann

[1]) Mit dieser Beobachtung stimmen die neueren Angaben von Salensky (No. 74) für Pyrosoma vollkommen überein (vgl. unten pag. 1323).

in der Cellulose-Substanz den Charakter sternförmiger Bindegewebszellen an. Wir werden den Mantel der Tunicaten als eine von Phagocyten (Mesodermzellen) durchwanderte cuticulare Gallertabscheidung betrachten dürfen. Bei der Auflösung der dem Untergang geweihten Individuen der Synascidien spielen die Phagocyten des Mantels eine bedeutende Rolle (Maurice No. 40). Durch weitere Veränderungen (blasige Umwandlung der Mantelzellen bei Phallusia, Auftreten von Fibrillen in der Grundsubstanz bei Cynthien) kann der histologische Charakter des Mantelgewebes später noch Modificationen erleiden.

Da die Oberfläche des Embryos von den frühesten Stadien an von einer Gallerte umhüllt ist, in welcher die gelben Testazellen eingebettet liegen, so glaubte man früher in dieser Schicht die Anlage des späteren Mantels erblicken zu müssen (Kowalevsky, Kupffer), welcher irrthümlichen Auffassung die Testazellen ihren Namen verdanken. Man war geneigt, den Mantel der Ascidien als eine persistente Embryonalhülle zu betrachten. Erst O. Hertwig lieferte den Nachweis der Hinfälligkeit der Testazellenschicht und der ectodermalen Entstehung des Mantels. Die Einwanderung der Mantelzellen aus dem Mesoderm hat erst neuerdings Kowalevsky beobachtet. Dagegen ist Salensky (No. 49) in einer vor Kurzem erschienenen Mittheilung zur älteren Auffassung zurückgekehrt, indem er bei Distaplia den Testazellen (Kalymmocyten) den Hauptanteil an der Bildung des Cellulose-Mantels zuschreibt.

Nervensystem. Die Anlage des Centralnervensystems, welche wir bisher als Medullarrohr bezeichnet haben, zeigt von den ersten Stadien ihrer Entwicklung an eine Erweiterung ihres vorderen Abschnittes (Fig. 750 *nr*, pag. 1280). In den späteren Stadien, welche zur Ausbildung der frei schwimmenden Larve überführen, geht aus der vorderen Erweiterung ein blasenförmiger Abschnitt (Fig. 754 *sb*), die sogenannte Sinnesblase (vésicule antérieure ou cérébrale Van Beneden et Julin) hervor, während der hintere verschmälerte Theil den Schwanzabschnitt (région caudale) des Rückenmarkes (*s*) liefert. Beide Parthien erscheinen durch ein Mittelstück (*r*) mit engem Centralkanal und verdickter Wand verbunden, welches Kowalevsky (No. 30) als Rumpfganglion (portion viscérale du myelencéphale Van Beneden et Julin) bezeichnet hat. Die Verbindung, welche das Lumen des Neuralrohres nach aussen hatte (Neuroporus), schliesst sich noch vor Auftreten der Mundöffnung, welche dieser Stelle nahe liegt, vollständig.

Die Sinnesblase stellt den vordersten, durch Erweiterung des Centralkanales blasenförmig aufgetriebenen Theil des Neuralrohres dar. Die Wandung desselben ist im Allgemeinen ein dünnes Plattenepithel; doch erscheint die dorsale Wand verdickt und durch eine mediane Einfurchung in eine rechte und linke Ausbuchtung getrennt (nach Van Beneden und Julin No. 7). Frühzeitig werden die beiden als Auge und Ohr gedeuteten Sinnesorgane (*au* und *ot* in Fig. 755) in der Form von Pigmentanhäufungen kenntlich. Von diesen gehört das Auge der rechtsseitigen dorsalen Ausbuchtung an (Fig. 755 *B*) und kennzeichnet sich als eine becherförmige Pigmentablagerung in den inneren Enden mehrerer, radiär gestellter, säulenförmiger Epithelzellen der Wand, deren Höhlung von einer Linse mit aufgelagertem Meniscus eingenommen ist (Fig. 755).

Nach Seeliger sollen sich Linse und Meniscus im Inneren einer einzigen, der Wand der Sinnesblase entstammenden Zelle entwickeln. Dagegen glaubte Kowalevsky an eine Entstehung derselben aus drei Zellen. Das würde mit

einer Angabe LAHILLE's (No. 37) in Uebereinstimmung stehen, nach welcher sich im Inneren des pigmentirten Augenbechers drei biconvexe Linsen vorfinden.

Das sogenannte Gehörorgan (*ot*, Fig. 755) besteht aus einer in das Innere der Sinnesblase vorragenden birnförmigen oder konischen Zelle, welche mit ihrem verschmälerten Ende zwischen die Zellen der ventralen Wand der Sinnesblase eingefügt ist (Otolithenzelle) und welche an ihrem

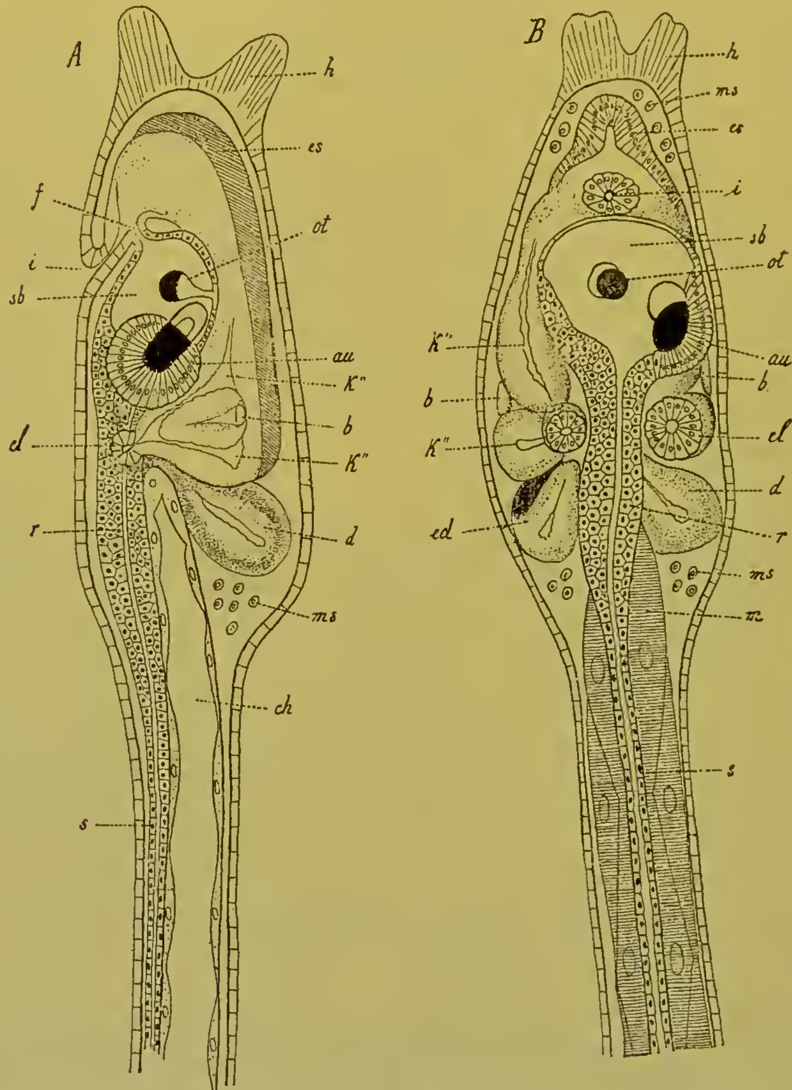


Fig. 755. Vorderer Körperabschnitt der freischwimmenden Larve von Ascidia mammillata (nach KOWALEVSKY).

A Seitenansicht, *B* Dorsalansicht.

au Auge, *b* Blutsinus zwischen den Kiemenspalten, *ch* Chorda, *cl* Cloakenmündung, *d* Darmkanal, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *f* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *k' k''* erste und zweite Kiemenspalte, *m* Schwanzmuskeln, *ms* Mesenchymzellen, *ot* Otolith, *r* Rumpfabschnitt des Medullarrohrs, *s* Schwanzabschnitt des Medullarrohrs, *sb* Sinnesblase.

freien Ende eine Pigmentkappe trägt. Es spricht für die Auffassung dieser Bildung als Gehörorgan, dass nach KUPFFER (No. 35) die in der Umgebung der Otolithenzelle befindlichen Zellen der ventralen Wand der Sinnesblase (crista acustica), welche sich von den übrigen in ihrem histo-

logischen Charakter etwas unterscheiden, mit feinen, gegen die Otolithenzelle ragenden starren Härchen versehen sind. Nach Kupffer soll sich in der Crista acustica direct unter der Otolithenzelle ein blasenförmiger Hohlraum befinden.

Nach Kowalevsky soll die Otolithenzelle bei ihrem ersten Auftreten der dorsalen Wand der Sinnesblase angehören und erst secundär über die rechte Seite derselben nach der Ventralfläche herabrücken. Im Uebrigen erscheinen unsere Kenntnisse vom Bau und der Entwicklung beider Sinnesorgane noch ziemlich unzulänglich.

Der Rumpfabschnitt (*r* in Fig. 754 und 755) des Centralnervensystems (Rumpfganglion) stellt nach Van Beneden und Julin die directe Fortsetzung der linken dorsalen Ausbuchtung der Sinnesblase nach hinten dar. Die Zellen der Wand dieser Ausbuchtung zeigen denselben histologischen Charakter wie jene, welche in einfacher Schicht den engen Centralkanal des Rumpfganglions epithelartig umgeben. Diesen Zellen ist jedoch an der Ventralseite eine mächtige Masse grosser Ganglienzellen aufgelagert (Fig. 758). Nach der Vertheilung dieser Ganglienzellmassen lässt sich eine Theilung des Rumpfganglions in einen vorderen und hinteren Abschnitt erkennen, von denen der vordere durch Kupffer noch als ganglionärer Gehirntheil zur Sinnesblase zugezogen wurde. Im hinteren Abschnitte umschliessen die Ganglienzellen einen Kern von Nervenfibrillen. Der Rumpfabschnitt des Rückenmarks liegt über dem vordersten Ende der Chorda (Fig. 755 *A*). Doch soll nach Van Beneden und Julin bei Clavellina die Chorda nicht so weit nach vorne reichen, wie bei Phallusia.

Der Caudalabschnitt (*s* in Fig. 754 und 755) des Rückenmarkes stellt ein Rohr dar, dessen Wände aus einem einfachen Plattenepithel bestehen. Man findet gewöhnlich an einem Querschnitte (Fig. 756 *nr*, pag. 1290) desselben vier Zellen, von denen zwei lateral gelegen sind und je eine dorsal- und ventralwärts liegt.

Dieser Abschnitt reicht bis zum hinteren Körperende. Mit der Rückbildung, welche das Lumen des Darmkanals im Bereiche des Schwanzabschnittes des Embryos erlitten hat, ist auch der Canalis neurentericus, welcher die hintere Fortsetzung des Centralkanals des Rückenmarks darstellte, zur Obliteration gekommen.

Von Wichtigkeit ist die Beobachtung Kupffer's, dass aus dem Caudalabschnitt des Rückenmarkes bei der Larve von Ascidia mentula seitlich Fibrillenbündel entspringen, welche wir als Spinalnervenpaare ansprechen dürfen. Von diesen fand sich das erste Paar an der Grenze der Rumpf- und Schwanzregion, und zwei weiter folgende in Abständen, welche ungefähr der Länge einer Muskelzelle des Schwanzes entsprachen.

Wir werden hierin einen Hinweis auf die segmentale Gliederung des Schwanzabschnittes erblicken dürfen. Die gleiche Bedeutung haben vielleicht jene Ganglienzellgruppen, welche von Lahille ungefähr in der Zahl von zehn am Caudalmarke der Distaplialarve aufgefunden wurden und welche sich auch bei Appendicularien (nach Nogine, Langerhans u. A.) vorfinden.

Flimmergrube. Wir haben im Anschlusse an das Centralnervensystem ein an der dorsalen Wand des vordersten Abschnittes des Darmkanals (Kiemendarms) mündendes, bewimpertes Divertikel zu erwähnen, welches man für das Homologon der Hypophysis cerebri der Vertebraten angesprochen hat und welches bei den ausgebildeten Ascidien eine

complicirtere Gestaltung annimmt. Man unterscheidet dann eine dem Gehirn dicht anliegende Drüsenmasse (glande hypophysaire oder subganglionärer Körper) und einen nach vorne verlaufenden Ausführungsgang, welcher in der dorsalen Medianlinie zwischen den beiden von dem Vorderende des Endostyls nach oben ziehenden Flimmerbögen (sillon péricoronal) mit einem complicirten Mündungsapparate in den Kiemendarm einmündet. Diese Ausmündungsstelle hat man auch irrthümlich als Geruchsorgan (olfactory tubercle) in Anspruch genommen (vgl. Julin No. 26 und 27).

Die erste Anlage dieses bewimperten Divertikels sollte nach Van Beneden und Julin (No. 7), sowie nach Seeliger (No. 50) vollkommen unabhängig vom Nervensystem als Aussackung der entodermalen Wand des Pharynx entstehen. Später sollte sich dann das blinde Ende dieses Divertikels der Sinnesblase seitlich dicht anlegen, und zwar stets an der von dem Auge abgewendeten Seite, also in der Regel an der linken Seite, obgleich nach Lahille (No. 37) das Verhalten für die einzelnen Formen ein wechselndes ist.

Dagegen haben die Untersuchungen von Lahille (No. 37), Frl. Sheldon (No. 52), Willey (No. 54) und Hjort (No. 59) zu einer fast vollständigen Bestätigung der älteren Kowalevsky'schen Beobachtungen über die Entwicklung der Flimmergrube geführt. Hiernach steht dieselbe ihrer Entstehung nach in viel innigeren Beziehungen zum centralen Nervensystem. Nachdem der Neuroporus vollständig zum Verschluss gekommen ist, verlängert sich der vorderste Abschnitt der Gehirnblase und verlöthet mit der ectodermalen Mundbucht (Anlage der Ingestionsöffnung). An dieser Stelle findet ein Durchbruch statt (Fig. 754 *A*, 755 *A*, *f*), so dass nun die Gehirnhöhle vermittelst dieses kurzen Rohres, welches die Anlage der Flimmergrube darstellt, mit dem vordersten, ectodermalen Abschnitte des Darmkanals communicirt. Erst in späteren Stadien, wenn nach vollzogener Festsetzung der Larve das larvale Nervensystem einer Degeneration anheimfällt, wird der Zusammenhang der Flimmergrube mit dem Nervensystem gelöst. Die Flimmergrube stellt dann ein blind endigendes, dem definitiven Ganglion anliegendes Darmdivertikel dar (Fig. 760 *fl*).

Der Umstand, dass nach diesen Angaben die Flimmergrube in den ectodermalen Theil des Kiemendarms (Mundbucht) ausmündet, würde mit den Verhältnissem der Hypophysis bei den Wirbelthieren in Uebereinstimmung stehen.

Chorda. Die Chorda entsteht durch Umwandlung einer plattenförmigen Anlage (*ch* in Fig. 746), welche ursprünglich die Decke des Entodermsackes bildete, zu einem Zellstrange von rundlichem Querschnitt (vgl. *ch* in Fig. 747, 748). Wir haben oben (pag. 1279) gesehen, dass man sich diese Umwandlung als durch eine Rinnenbildung (wie bei Amphioxus) vermittelt vorstellen muss. Ursprünglich ist der Chordastrang im Querschnitte aus mehreren Zellen zusammengesetzt. Derselbe erscheint sowohl in der Seitenansicht (Fig. 749 *A*), als in der Dorsalansicht aus je zwei Reihen von Zellen, welche sich mit ihren Enden keilförmig in einander schieben, zusammengesetzt. Dieses gegenseitige Einkeilen der Zellen bezeichnet den Beginn einer Lageveränderung, welche in den meisten Fällen dahin führt, dass schliesslich die Chordazellen geldrollenförmig in einer einzigen Reihe hinter einander geordnet erscheinen (Fig. 750 *A*). In jenen späteren Stadien, welche mit einer Streckung des

Schwanzabschnittes verbunden sind, gewinnen auch die Zellen des Chordastranges an Längenausdehnung (Fig. 754 *A*, 757 *ch*). In diesen Stadien wird eine Umbildung der Chorda eingeleitet, welche in ihren ersten Anfängen den Veränderungen der Chorda bei Amphioxus vergleichbar ist, später jedoch zu einer den Ascidien eigenthümlichen Modification des Chordastranges führt. Es treten an den Grenzen je zweier aufeinander folgender Zellen mit einer gallertartigen Substanz erfüllte Vacuolen (*v* in Fig. 754, vgl. Fig. 757) auf). Diese Vacuolen, welche anfangs in der Axe des Chordastranges gelegen sind, verdrängen, indem sie sich vergrössern, die Chordazellen, so dass letztere bald die Gestalt biconcaver Fischwirbel annehmen und bei weiterer Ausdehnung der Gallertmasse nur mehr wie dünne Septen zwischen den einzelnen Abschnitten derselben zu erkennen sind. Letztere berühren sich bald und verschmelzen mit einander, so dass auf diese Weise ein anfangs rosenkranzförmiger, später gleichmässig cylindrischer Strang von homogener Gallertsubstanz entsteht (*ch* in Fig. 755 *A*), während die nach der Oberfläche verdrängten Chordazellen denselben nach Art einer Chordascheide umhüllen (Kowalevsky, Kupffer, Seeliger u. A.).

Nicht bei allen Ascidien geht die Umbildung der Chorda so weit. Nach Seeliger soll sie bei Clavellina über jenes Stadium, in welchem die Chordazellen die Gestalt von Quersepten angenommen haben, nicht hinausgehen.

Mesoderm, Leibeshöhle, Muskulatur. Die beiden Mesodermstreifen begleiten die Chorda in ihrer ganzen Länge und überragen dieselbe um ein Weniges nach vorne. Man kann an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden (Fig. 749 *B*, 750 *B*). In ihrem hinteren Abschnitte (*ms'*), wo sie aus einer einfachen Lage grosser, in drei Längsreihen angeordneter Zellen bestehen, liefern sie die Muskulatur des Larvenschwanzes. Die Zellen dieses Abschnittes verlängern sich in späteren Entwicklungsstadien (Fig. 755 *B*, *m*) und gewinnen die Gestalt langgestreckter Sechsecke, während sie an ihrer inneren und äusseren Fläche längsverlaufende Fibrillen contractiler Substanz produciren (Fig. 756 *mz*), welche zur Längsaxe des Körpers etwas schräg gerichtet erscheinen, derart, dass die Fibrillen der inneren und der äusseren Lage sich unter einem spitzen Winkel kreuzen (Seeliger). Die so entstandene Schwanzmuskulatur der Larve weist eine undeutliche Querstreifung auf.

Im vordersten, der Rumpfregion angehörigen Abschnitte bestehen die Mesodermstreifen aus mehreren Lagen kleinerer, anfangs dicht gedrängter Zellen (Fig. 749, 750 *ms*, 748 *A*, *ms*). Von diesen erweist sich die innere, der Chorda zunächst liegende Schicht als directe Fortsetzung der Myoblastenschicht der Schwanzregion. Sie geht dieselben Veränderungen wie jene ein, und liefert den vordersten Abschnitt der larvalen Muskulatur. Die übrigen Mesodermzellen dieser Region werden bald in ihrem Zusammenhange etwas gelockert; sie nehmen zunächst rundliche Form an und constituiren ein die primäre Leibeshöhle des Rumpfabschnittes erfüllendes Mesenchym (Fig. 755 *ms*).

Wir haben gesehen (pag. 1279), dass nach Van Beneden und Julin das Mesoderm in diesem vordersten Abschnitte sich in der Gestalt paariger Cölomdivertikel von dem Urdarm loslöst (Fig. 746 und 747 *A*). Das so entstandene echte Cölom gehört aber bloss den frühesten embryonalen Stadien an; es schwindet bereits zur Zeit der vollständigen Sonderung des Mesoderms vom Entoderm. Das Mesoderm erfüllt dann einen zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Raum, welcher sich in späteren Stadien

beträchtlich erweitert und — wie es scheint — mit einer gallertartigen Masse erfüllt, dem durch Umbildung dieses vordersten Mesodermabschnittes entstehenden Mesenchym zur Grundlage dient. Die später in diesem Mesenchym auftretenden Lacunen müssen ebenso wie die Blutgefässe (welche nach VAN BENEDEN und JULIN einer endothelialen Wand vollkommen entbehren) als Pseudocöl betrachtet werden.

Das auf die geschilderte Weise entstandene Mesenchym des Rumpfabschnittes liefert die mesodermalen Organe der ausgebildeten Ascidie. Durch histologische Umwandlung entsteht daraus das Bindegewebe sowie die pigmentführenden Elemente, ferner die definitive Körpermuskulatur, welche in radiären und circulären, die Ingestions- und Egestionsöffnung umgebenden Zügen sowie in Längsmuskelzügen des Rumpfes etc. angeordnet erscheinen. Indem einzelne Zellen des Mesenchyms frei werden und in das Pseudocöl gelangen, bilden sie sich zu Blutkörperchen um. Wir werden später sehen (pag. 1304), dass auch die Genitalorgane mit ihren Ausführungsgängen, sowie die Harnorgane aus dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen.

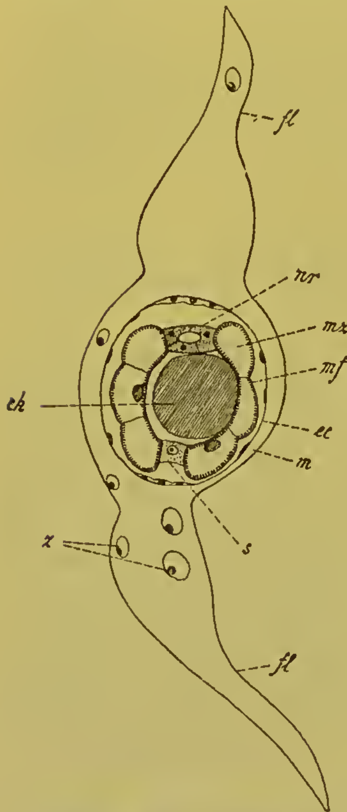


Fig. 756. Querschnitt durch den Schwanzabschnitt der freischwimmenden Larve von Clavellina (nach SEELIGER).
ch Chorda, *ec* Ectoderm, *fl* unpaarer Flossensaum, *m* Cellulosemantel, *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt, *mz* Muskelzellen, *nr* Neuralrohr, *s* subchordaler Entodermstrang, *z* Mantelzellen.

Es muss erwähnt werden, dass das Mesenchym in späteren Stadien (vor Allem während der mit der Festsetzung verbundenen Umwandlung, eine anscheinende Bereicherung erfährt durch Elemente, welche bei dem Zerfalle des entodermalen Zellstranges (Fig. 756 *s*) im Schwanzabschnitte und des larvalen Nervensystems frei werden. Schon KOWALEVSKY glaubte, dass diese Zellen sich zu Blutkörperchen umbilden, und später hat besonders SEELIGER (No. 50) diese Thatsache auch nach der theoretischen Richtung verwerthet. Es muss uns jedoch als zweifelhaft erscheinen, ob die betreffenden Elemente sich irgendwie an dem Aufbau von Organen der ausgebildeten Form oder von Knospen derselben betheiligen, oder ob sie nicht vielmehr, nachdem sie in den Blutstrom gelangt sind, der Degeneration anheimfallen.

Darmkanal. Die Anlage des Darmkanals ist aus dem Urdarm durch Abschnürung der Mesodermstreifen sowie des Chordastranges hervorgegangen. Dieselbe besteht in frühen embryonalen Stadien (Fig. 749, 750 pag. 1280) aus einer vorderen, prächordalen Erweiterung (*en*) und einer darauffolgenden, schon unter der Chorda gelegenen, aber noch dem Rumpfabschnitte angehörigen verengerten Parthie, welche sich direct in den subchordalen Entodermzellstrang der Schwanzregion (*en'*) fortsetzt, in welchem wir das Darmrudiment dieses Körperabschnittes zu erkennen haben.

Da das Mesoderm und die Chorda — wie wir (pag. 1279) gesehen haben — durch einen Process der Abfaltung von der dorsalen Wand des Urdarmes aus entsteht, so muss die Wand des Darmes entsprechend dieser

Stelle einen Defect aufweisen, welcher sich in späteren Stadien durch gewisse als Schlussstücke fungirende Zellen nach der oben (pag. 1279) beschriebenen Weise verschliesst. Dieser Defect bezieht sich nur auf die hintere verengerte Parthie des Darmkanals im Bereiche des Rumpfabschnittes, da das Darmrudiment der Schwanzregion keine weitere Höhergestaltung erfährt und andererseits der prächordale Abschnitt des Darmes sich an der Abfaltung des Mesoderms und der Chorda nicht betheiligt. Der in Rede stehende verengte subchordale Rumpftheil des Darmes stellt nach Verschluss des erwähnten Defectes ein nach hinten ragendes, blind endigendes Divertikel dar (Fig. 754 *A*, *d* pag. 1284), welches nach Kowalevsky sich in jenen Stadien, in denen der Schwanzabschnitt sich schärfer vom Rumpfe trennt, ein wenig mit seiner Spitze nach der Dorsalseite krümmt, wodurch der Zusammenhang mit dem zelligen Entodermstreif der Schwanzregion (*sc*) aufgehoben wird. Auf diese Weise wird die bereits oben (pag. 1290) erwähnte Degeneration dieses letzteren Darmabschnittes eingeleitet, welche dahin führt, dass die Zellen desselben in ihrem Zusammenhange sich lockern und Blutkörperchen ähnlich werden. Wir finden dann im Schwanzabschnitte unter der Chorda einen anscheinend mit Blutkörperchen erfüllten Hohlraum, welcher mit den Räumen des Pseudocöls nach vorne in directer Communication steht.

Nach Kowalevsky, welchem die meisten späteren Autoren (Kupffer, Seeliger) beistimmten, sollte aus der prächordalen Erweiterung der Darmanlage der Kiemendarm hervorgehen, während das nach hinten gerichtete subchordale Divertikel (*d*) durch einfaches Auswachsen die übrigen Theile des Darmkanals (Oesophagus, Magen, Intestinum) liefern sollte. Dieses Divertikel sollte sich bei fortschreitendem Längenwachsthum zu einer Schlinge einkrümmen, an welcher wir einen nach rechts und abwärts steigenden Ast, ein ventrales queres Verbindungsstück und eine nach links und aufwärts ziehende, blind endigende Parthie unterscheiden könnten. Aus dem rechtsseitigen Ast sollte der Oesophagus, aus dem Verbindungsstück der Magen, und aus dem linken, aufsteigenden Ast das Intestinum hervorgehen (vgl. *d* und *ed* in Fig. 755 und *oe*, *m* und *ed* in Fig. 757). Das blinde Ende gewinnt erst während des Larvenlebens eine Communication mit dem linksseitigen der beiden sog. Cloakenbläschen, Ectodermeinstülpungen, von denen wir weiter unten sprechen werden. Hierdurch erscheint die Afteröffnung gebildet.

Von dieser Schilderung weichen Van Beneden und Julin (No. 10) insofern ab, als sie aus dem obenerwähnten, hinteren Darmdivertikel durch directes Auswachsen nur den absteigenden Ast der definitiven Darmschlinge (bestehend aus Oesophagus und Magen) hervorgehen lassen, während das Intestinum von der ventralen Fläche der Magenerweiterung durch secundäre Divertikelbildung hervorknospt. Die Ursprungsstelle dieses secundär gebildeten nach links und aufwärts gerichteten Blindsackes soll ziemlich weit vorne, fast prächordal, gelegen sein. Wir werden unten, (pag. 1421) sehen, dass die genannten Autoren dieser Beobachtung theoretische Bedeutung beimessen.

Die Mundöffnung der Larve (aus welcher die Ingestionsöffnung des ausgebildeten Thieres hervorgeht) wird erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve gebildet. Das zipfelförmige, vorderste Ende des Darmkanals wendet sich dicht vor der Sinnesblase nach der Dorsalseite. Dort stösst es an eine Einstülpung, welche aus einer verdickten Zellscheibe des Ectoderms entstanden ist. Indem die beiden blinden Enden sich an-

einander legen und daselbst ein Durchbruch stattfindet, ist die Mundöffnung gebildet (*i* in Fig. 754 und 755 pag. 1286).

Der Endostyl entwickelt sich als ventrale von zwei seitlichen Längswülsten begleitete Flimmerrinne im Bereiche des Kiemendarmes. Auf die histologischen Details dieser Bildung kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei diesbezüglich auf die Mittheilungen von R. Hertwig, Fol und Seeliger (No. 50) verwiesen. Erwähnt sei jedoch, dass diese Bildung an der Larve keine rein ventrale Lagerung einnimmt, sondern dass ihr vorderer Abschnitt sich ziemlich stark nach aufwärts gegen die dorsal gelegene Mundöffnung emporrichtet (*es* in Fig. 757). Nach neueren Mittheilungen von Willey (No. 54*a*) liegt die Endostylanlage ursprünglich im vordersten Abschnitte des Kiemendarmes und nimmt daselbst eine dorsoventrale Lage ein. Erst später rückt dieselbe weiter nach hinten und erhält eine ventrale Lage. Diese Beobachtung ist hinsichtlich des Vergleiches mit Amphioxus, bei welchem die Endostylanlage eine ähnliche Verschiebung erleidet, von Wichtigkeit.

Die sogenannte darmumspinnende Drüse entsteht als ein an der Grenze des Magens und Intestinums entspringendes, sich vielfach verästelndes Divertikel, dessen Ramificationen sich an der Oberfläche des Enddarms ausbreiten, wo sie anastomosirend ein Netzwerk bilden (*dr* in Fig. 762 *A*, pag. 1303). Sie wird von Willey (No. 54 *a*) mit dem Leberblindsack von Amphioxus homologisirt.

Peribranchialraum, Cloakenhöhle. Die ersten Anlagen, welche zur Ausbildung der Cloakenhöhle führen, finden sich kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve in der Gestalt eines Paares dorsalwärts an der Grenze der Sinnesblase und des Rumpfganglions gelegenen Ectodermeinstülpungen, welche Metschnikoff, der sie zuerst beobachtete, als paarige Cloakenbläschen bezeichnet hat (Fig. 754 *cl*, pag. 1284). Indem diesen Einstülpungen jederseits ein Divertikel des Kiemendarmes entgegenwächst und mit denselben verschmilzt, entsteht die erste Kiemenspalte (Fig. 755 *k'* pag. 1286). Nach Kowalevsky bildet sich bei Phallusia bald auf gleiche Weise ein zweites, hinter dem ersten gelegenes Paar von Kiemenspalten (*k''*). Wenn wir der Auffassung von Kowalevsky und Seeliger folgen wollten, so würden die Cloakenbläschen, indem sie sich erweitern, zu den paarigen Hälften des Peribranchialraumes auswachsen. Letzterer wäre dann durchaus von Ectoderm bekleidet, und die von den Kiemenspalten durchbrochene Wand des Kiemenkorbes würde an ihrer inneren Seite von Entoderm, an ihrer äusseren Seite von Ectodermepithel überzogen sein. Es würde auf diese Weise vielleicht gerechtfertigt erscheinen, den Peribranchialraum der Ascidien mit dem von Amphioxus zu homologisiren; auf jeden Fall würden über die Homologie der Kiemenspalten in beiden Gruppen kaum Zweifel entstehen können. Eine andere Auffassung wird aber von Van Beneden und Julin (No. 9 und 10) vertreten. Die erste Kiemenspalte entsteht bei den Ascidienlarven, indem ein ziemlich gestrecktes Entodermdivertikel jederseits mit dem entsprechenden Cloakenbläschen, das nach den genannten Autoren niemals sehr umfangreich wird, verschmilzt. Die Ascidienlarven stehen auf diesem Stadium durchaus auf jener Entwicklungsstufe, welche die Appendicularien zeitlebens einnehmen, bei denen auch jederseits ein Kiemengang den Pharynx mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Diese Gänge repräsentiren ein Paar von Kiemenspalten, und dieses Paar bleibt bei den Ascidien wie den Appen-

dicularien das einzige. Bei den Ascidien erleiden die Kiemengänge secundär eine beträchtliche Erweiterung, wodurch die Peribranchialräume entstehen. Da die Kiemengänge zum grossen Theile entodermalen Ursprunges waren, so ist auch ein grosser, allerdings nicht genau abzugrenzender Theil der Peribranchialräume von Entoderm ausgekleidet. Dieselben können daher der Kiemenhöhle von Amphioxus nicht gleichgesetzt werden, und die später auftretenden Durchbrechungen ihrer inneren Wand sind den Kiemenspalten von Amphioxus und der Vertebraten in keiner Weise homolog, daher sie auch von den Autoren als Branchialstigmen (stigmates branchiaux) von den echten Kiemenspalten unterschieden werden. Wir stehen den Ausführungen Van Beneden und Julin's etwas zweifelhaft gegenüber. Die Entstehung der Peribranchialräume bei den Ascidien erscheint uns noch nicht genügend aufgeklärt, um so wichtige Schlussfolgerungen zu begründen. Es sei darauf hingewiesen, dass für den Embryo der Pyrosomen die rein ectodermale Entstehung der Peribranchialhöhlen wohl kaum zweifelhaft sein kann (vgl. unten pag. 1315). Das Gleiche scheint auch für die Dololiden zu gelten (vgl. unten die Angaben über die Anchinia-Knospen pag. 1387). Im Uebrigen dürfen wir wahrscheinlich die Verhältnisse der Appendicularien nicht ohne Weiteres als ursprüngliche betrachten. Da durch Moss (No. 5) eine Appendicularie mit doliolum-ähnlicher Kieme und zahlreichen Kiemenspalten bekannt geworden ist, werden wir die Respirationsorgane der übrigen Appendicularien als rückgebildete Formen zu betrachten haben.

Ueber die weiteren Umbildungen des Kiemenkorbes werden wir bei der Metamorphose der festgesetzten Larve zu sprechen haben, wenngleich in einzelnen Fällen die Vermehrung der Kiemenspalten bereits bei den freischwimmenden Larven beginnt (Botrylluslarve, Distaplialarve, Fig. 817 pag. 1367).

Neuerdings hat sich sowohl Lahille (No. 38), als auch Willey (No. 54a) für die rein ectodermale Entstehung der Peribranchialsäcke ausgesprochen. Nach Lahille gehen dieselben bei den Didemniden durch Erweiterung aus den Cloakenbläschen hervor. Dann verschwindet ihre äussere Oeffnung, und es entsteht an der Dorsalseite eine unpaare Ectodermeinstülpung, die Cloakeneinstülpung, welche erst secundär mit den Peribranchialsäcken in Verbindung tritt. Willey (No. 54a) hat als Vorläufer der Einstülpung der Cloakenbläschen bei Clavellina eine längs verlaufende Rinne beobachtet, aus deren hinterem Ende die Cloakenbläschen sich entwickeln. Willey ist demnach geneigt, eine Homologie der Peribranchialcavität der Ascidien und des Amphioxus anzunehmen.

Die äusseren Mündungen der beiden Peribranchialräume (Fig. 758 *p*) rücken immer mehr nach der dorsalen Mittellinie gegen einander, bis sie sich erreichen und mit einander verschmelzen. Es entsteht auf diese Weise die Cloaken- oder Egestionsöffnung (Fig. 757 *e*). Van Beneden und Julin (No. 9) haben darauf hingewiesen, dass bei dieser Verschmelzung die zwischen beiden Mündungen gelegene Ectodermparthie in die Tiefe einsinkt, und aus dieser Einsenkung geht der eigentliche Cloakenraum, d. i. der die beiden Peribranchialhöhlen verbindende unpaare Abschnitt hervor, welcher demnach von Ectoderm ausgekleidet ist.

Das Intestinum, welches schon früher mit dem linken Cloakenbläschen in Verbindung getreten war (vgl. oben pag. 1291) mündet nun in die Cloakenhöhle.

Herz, Pericardium und Epicardium. Es ist das Verdienst Seeliger's, den Nachweis erbracht zu haben, dass das Herz und das Pericardium der Ascidien entodermale Bildungen sind, deren erste Anlage in Form eines von dem Kiemendarm zwischen dem hinteren Endostylende und dem Oesophaguseingang ausgehenden Blindsackes zu erkennen ist. Ein von diesem Blindsacke sich abschnürendes Bläschen (Fig. 757 *pc*) stellt die gemeinsame Anlage des Pericardialsackes und des Herzens dar. Der zurückbleibende Rest des Blindsackes (*ep*) wurde von Van Beneden und Julin als Epicardium bezeichnet. Die genannten Forscher haben die Angaben Seeliger's im Wesentlichen bestätigt, wenngleich sie im Detail mehrfach von ihm abweichen. Von ihnen wurde die Bedeutung des Epicards für die Knospung, sowie die ursprünglich doppelte Anlage der in Rede stehenden Bildungen erkannt.

Die erste Anlage der betreffenden Organe wurde in der Form zweier solider Zellstränge beobachtet, welche der ventralen Darmwand nahe der Einmündungsstelle des Oesophagus dicht anliegend neben einander hinlaufen. Ueber den Ursprung dieser Zellstränge (Procardium) lauten die Angaben weniger bestimmt. Van Beneden und Julin zweifeln nicht daran, dass sie sich von dem entodermalen Darmepithel ablösen. Das Gleiche hat neuerdings Willey (No. 54*a*) beobachtet, welcher allerdings die Procardialanlage unpaar fand und auch hinsichtlich der weiteren Entwicklung nicht völlig mit Van Beneden und Julin übereinstimmt. Regelmässig erscheint der linke Procardialstrang mächtiger als der rechte. Bald gewinnen die Stränge im Inneren eine Höhlung, wodurch sie in Schläuche umgewandelt werden. In späteren Stadien verschmelzen diese Schläuche mit ihren hinteren Enden, während sie sich nach vorne in den Kiemendarm öffnen. Die ganze Anlage besteht nun aus einem hinten einfachen Blindsack (Fig. 758 *B*, *ep* und *pc*), welcher sich nach vorne in zwei Röhren gabelt, die gesondert in den Kiemendarm (Fig. 758 *A*, *ep.o*) münden. Von dem hinteren Blindsack schnürt sich ein Säckchen ab (Fig. 758 *C*, *pc*), welches die gemeinsame Anlage des Herzens und des Pericards darstellt.

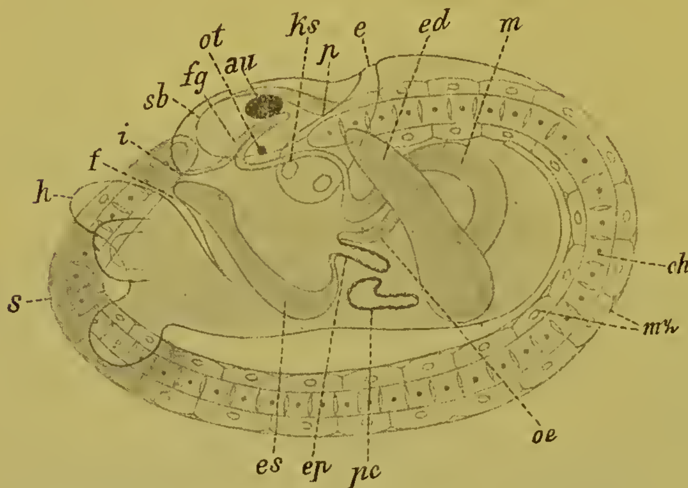


Fig. 757. Linke Seitenansicht eines Clavellina-Embryos (nach Seeliger).

au Auge, *ch* Chorda, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *f* Einfaltung der Körperfläche für die nach dem Festsetzen eintretende Umrollung, *fg* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *mz* Muskelzellen des Schwanzes, *oe* Oesophagus, *ot* Gehörorgan, *p* Peribranchialsack, *pc* Pericardium, *s* Larvenschwanz, *sb* Sinnesblase.

Das Lumen des abgeschnürten Säckchens (*pc*) ist die spätere Pericardialhöhle. Die Gestalt des Säckchens erscheint dadurch complicirt,

dass seine dorsale Wand der ganzen Länge nach rinnenförmig in das Innere eingestülpt wird. Das Säckchen gewinnt dadurch einen halbmondförmigen Querschnitt. Das Lumen der so entstandenen Einstülpung ist die spätere Herzhöhle (*h*). Der eingestülpte Theil der Wand des Säckchens wird zur Herzwand, während der nicht eingestülpte Theil derselben sich zum Pericardialepithel umwandelt.

Das Lumen des Herzens ist demnach der geschilderten Entstehung zufolge ein Raum, welcher durch Einstülpung der äusseren Oberfläche des Pericardialsäckchens entstanden ist. Dieser Raum communicirt mittelst der langgestreckten dorsalen Einstülpungsöffnung mit den lacunären Bluträumen des umgebenden Mesenchyms. Diese Communication wird in späteren Stadien durch eine dem Epicardium entstammende Lamelle zum Theil verschlossen; sie erhält sich jedoch am vorderen und hinteren Ende als vordere und hintere Oeffnung des so entstandenen Herzrohres.

Die nach Abschnürung des Pericardialsäckchens übrig bleibenden Theile der procardialen Anlage werden von nun an als E p i c a r d i u m

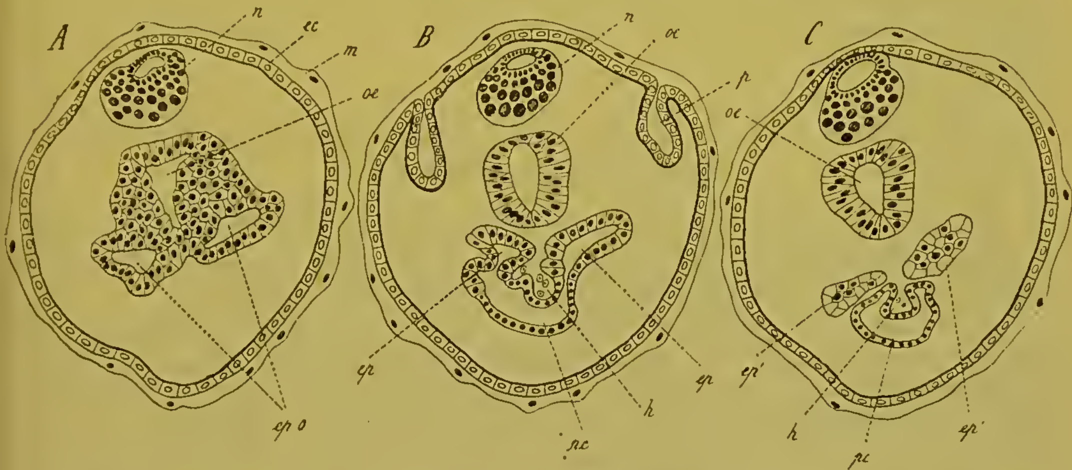


Fig. 758. Drei auf einander folgende Querschnitte durch die Rumpfregion einer C l a v e l l i n a - Larve (schematisch nach VAN BENEDEN und JULIN).

A zeigt das hintere, blinde Ende des Kiemensackes mit den Einmündungsstellen des Oesophagus und der Epicardialtuben (*ep.o*).

B zeigt die Verbindung der Epicardialtuben (*ep*) und des Pericardialsäckchens (*pc*).

C zeigt die blinden Enden der Epicardialtuben (*ep'*) und das davon gesonderte Pericardialsäckchen (*pc*).

ec Ectoderm, *ep* Epicardialtuben, *ep'* blinde Enden der Epicardialtuben, *ep.o* Mündungsstellen der Epicardialtuben, *h* Herzhöhle, *m* Cellulosemantel, *n* Neuralrohr, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäckchen, *pc* Pericardialhöhle.

bezeichnet. Sie bestehen, wie früher, aus einem hinteren unpaaren Divertikel (sac épicardique), welches sich nach vorne in zwei paarige Epicardialröhren (tubes épicardiques) gabelt, die ihrerseits rechts und links von der Medianlinie in den Kiemendarm einmünden (Fig. 758 *A*). Die Stelle dieser Einmündung befindet sich zwischen dem hinteren Ende der Hypobranchialrinne und dem Oesophaguseingang. Der hintere Blindsack des Epicards wächst nun beträchtlich nach hinten aus. Er gelangt hierbei an die Dorsalseite der Herzanlage (Fig. 760 *C*, *ep* und *h* pag. 1300), welcher er sich so dicht apponirt, dass seine ventrale Wand zum Verschlusse der dorsalen Oeffnung des Herzens — wie wir oben gesehen haben — herangezogen wird (d o r s a l e H e r z r a p h e).

Das Epicardium ist eine Bildung, welche für die Production von Knospen von grösster Bedeutung ist. Indem es nach hinten immer mehr und mehr auswächst, gelangt es in den Stolo (Fig. 760 *C, st*), in welchem es die stoloniale Querscheidewand darstellt. Dabei wird es in dorsoventraler Richtung so sehr comprimirt, dass seine beiden Lamellen sich dicht an einander legen und (bei Clavellina) vollständig mit einander verschmelzen. Die epicardiale Querscheidewand trennt in dem Stolo zwei Bluträume, in denen sich das Blut in entgegengesetzter Richtung bewegt. Da dies Querseptum nicht völlig bis an das blinde Ende des Stolo heranreicht (Punkt *x* in Fig. 816 pag. 1366), so gehen an dieser Stelle die beiden Bluträume in einander über. Von der Bedeutung des Epicardiums für die Ausbildung der Knospen werden wir noch unten (pag. 1361 ff.) zu sprechen haben.

Die Herzwand besteht aus einem Plattenepithel, welches mit dem Pericard direct zusammenhängt und sich zu diesem verhält, wie viscerales Blatt und parietales Blatt. In späteren Stadien scheiden die Zellen der Herzwand an ihrer dem Herzlumen zugewandten Fläche Muskelfibrillen ab, welche eine deutliche Querstreifung erkennen lassen. Ein Endocard fehlt dem Herzen der Ascidien ebenso, wie ihre Gefässe der endothelialen Wand entbehren.

E. Ueberblick über die Organisation der freischwimmenden Larve (Fig. 755 und 760 A).

Es ist zu bemerken, dass die Höhe der Organisation im Momente des Ausschlüpfens bei den verschiedenen Arten und selbst bei den Individuen derselben Art beträchtlichen Schwankungen unterliegt.

Die Gestalt der Larve, deren Entwicklung wir im Vorhergehenden genauer geschildert haben, erinnert einigermaassen an die einer Kaulquappe. Wir unterscheiden einen vorderen rundlichen, etwas in die Länge gestreckten Körperabschnitt (Kopf- und Rumpfregion), dessen vorderstes Ende durch die drei Haftpapillen Fig. 760 *hp*) gekennzeichnet ist, und einen seitlich comprimirten längeren Ruderschwanz. Die Ausbildung der Ruderflosse, in welcher man eine flossenstrahlenähnliche Streifung (Fig. 760 *A*) bemerken kann, ist nur durch eine Erhebung der Mantelsubstanz bedingt (Fig. 756 *fl*), welche die gesammte Körperoberfläche überdeckt und auch über die Mund- und Cloakenöffnung hinwegzieht.

Die Axe des Schwanzabschnittes wird durch die Chorda eingenommen, welche nach vorne bis in die Rumpfregion reicht. Ueber derselben liegt das Neuralrohr, während ein unter derselben hinziehender, sich bald auflösender Zellstrang das Rudiment des der Schwanzregion zukommenden Darmabschnittes darstellt. Die Seiten dieses Körperabschnittes werden von den mächtigen, nach der ganzen Länge des Schwanzes sich ausdehnenden Muskelbändern eingenommen.

In der vorderen Körperregion finden wir das Neuralrohr zur Bildung einer Sinnesblase (Fig. 760 *sb*) und eines dahinter folgenden Rumpfabschnittes (*r*) angeschwollen. Der Darmkanal gliedert sich in den Kiemendarm, Oesophagus, Magen und das Intestinum. Die Mundöffnung (Ingestionsöffnung *i*) ist durchgebrochen. Sie zeichnet sich durch ihre dorsale Lagerung aus. In ihrer Nähe mündet die an die Basis der Sinnesblase heranreichende Flimmergrube (*fl*) in den Kiemendarm. Das Intestinum öffnet sich in die Cloakenhöhle, welche sich durch Vereinigung der beiden ursprünglich getrennten Peribranchialsäcke ausgebildet hat.

Es ist nun schon eine einheitliche Cloakenöffnung (Egestionsöffnung *e*) vorhanden. Die Zahl der zur Entwicklung gekommenen Kiemenspalten ist für die einzelnen Arten eine wechselnde.

Herz (*h*), Pericardium und Epicardium (*ep*) sind zur Entwicklung gekommen. Das Herz pulsirt bereits; der Endostyl (Hypobranchialrinne *es*) ist ausgebildet. Das Mesenchym differenzirt sich in Bindegewebe, Blutgewebe und in die ersten Anlagen der definitiven Körpermuskulatur.

Wie man sieht, weist die freischwimmende Larve (Fig. 760 *A*) bereits die typische Organisation der ausgebildeten Ascidie auf. Die weiteren Umwandlungen, welche nach erfolgter Festsetzung vor sich gehen, sind daher verhältnissmässig geringfügige. Sie beziehen sich auf die Rückbildung der provisorischen Larvenorgane, die höhere Ausbildung der definitiven Organe (vor Allem des Kiemendarmes) und die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane (Stolo, Genitalorgane).

Es muss erwähnt werden, dass die freischwimmenden Larven der verschiedenen Ascidien-Familien sich nach mancher Hinsicht von einander unterscheiden. Es muss in dieser Beziehung auf die Beschreibungen und Abbildungen Lahille's (No. 38) verwiesen werden, welcher die Larvenformen auch nach der systematischen Richtung verwerthet hat. Die obige Schilderung bezieht sich vorwiegend auf die Larven von Phallusia und Clavellina. Die Larven der Distomidae (Distaplia) sind durch ihre beträchtliche Grösse und durch die frühzeitige Abschnürung kleiner, sich theilender Knospen ausgezeichnet (Fig. 817 pag. 1367), während in den Larven der Didemnidae ein zweites, durch Knospung entstandenes Individuum zur Ausbildung kommt (vgl. unten pag. 1369). Die Larven der Botrylliden entbehren der drei Haftsaugnäpfe, welche hier nur durch drei conische Fortsätze vertreten erscheinen. Ausserdem sind sie durch das Vorhandensein eines den Körper äquatorial umgebenden Kranzes von erweiterten Mantelgefässen ausgezeichnet. Ganz ähnlich verhalten sich die Larven der Styeliden, während ein derartiger Kranz von Mantelgefässen auch manchen Didemnidenlarven zukommt, welche sich im Uebrigen durch die Ausbildung von Doppelindividuen und das Vorhandensein der Haftsaugnäpfe von den Botryllidenlarven unterscheiden.

F. Festsetzung und rückschreitende Metamorphose.

Als rückschreitende Metamorphose können wir die nach erfolgter Festsetzung vor sich gehenden Umbildungen insofern bezeichnen, als die Sinnesorgane, das Nervensystem und die Locomotionsorgane einer Rückbildung unterliegen. Die übrigen Organsysteme dagegen erfahren vielfach eine weitere Vervollkommnung.

Der freischwimmende Zustand dauert nur einige Stunden. Gleichzeitig mit der Festsetzung erfolgt der Beginn der Rückbildung des Larvenschwanzes. Nach Kupffer heftet sich die zur Festsetzung gelangende Larve (Fig. 760 *B*) nur mittelst einer der drei Haftpapillen (*hp*) an, die übrigen beiden werden rückgebildet. Auch die zur Fixirung verwendete Papille verschwindet bald, so dass die junge Ascidie dann mittelst des die basale Fläche überkleidenden Theiles des Cellulosemantels angeheftet erscheint. In anderen Fällen (Clavellinen) sind es stoloartige Ausläufer des unteren Körperendes, welche die Fixirung besorgen.

Die Rückbildung des Schwanzabschnittes wird dadurch eingeleitet, dass sich die Weichtheile dieser Körperregion von der dieselben um-

gebenden Gallerthülle des Cellulosemantels loslösen und sich aus derselben gegen den Rumpfabschnitt zurückziehen (Fig. 760 *B*), welchem sie dann als kurzer Stummel anhängen. Hierbei werden zunächst die inneren Organe des Schwanzabschnittes immer mehr und mehr in die Leibeshöhle des Rumpfes aufgenommen (Fig. 759). Sie krümmen sich daselbst spiralförmig ein; doch bleiben in diesem spiralförmig aufgerollten Strange noch lange Zeit die einzelnen denselben zusammensetzenden Parthien (Chorda, Muskelzüge, Nervenrohr) in ihrer relativen Lage zu einander erhalten (vgl. Fig. 759 *B*, bei *x*, wo dieser Strang im Querschnitt getroffen ist). Die Rückbildung der Chorda wird nach Kowa-

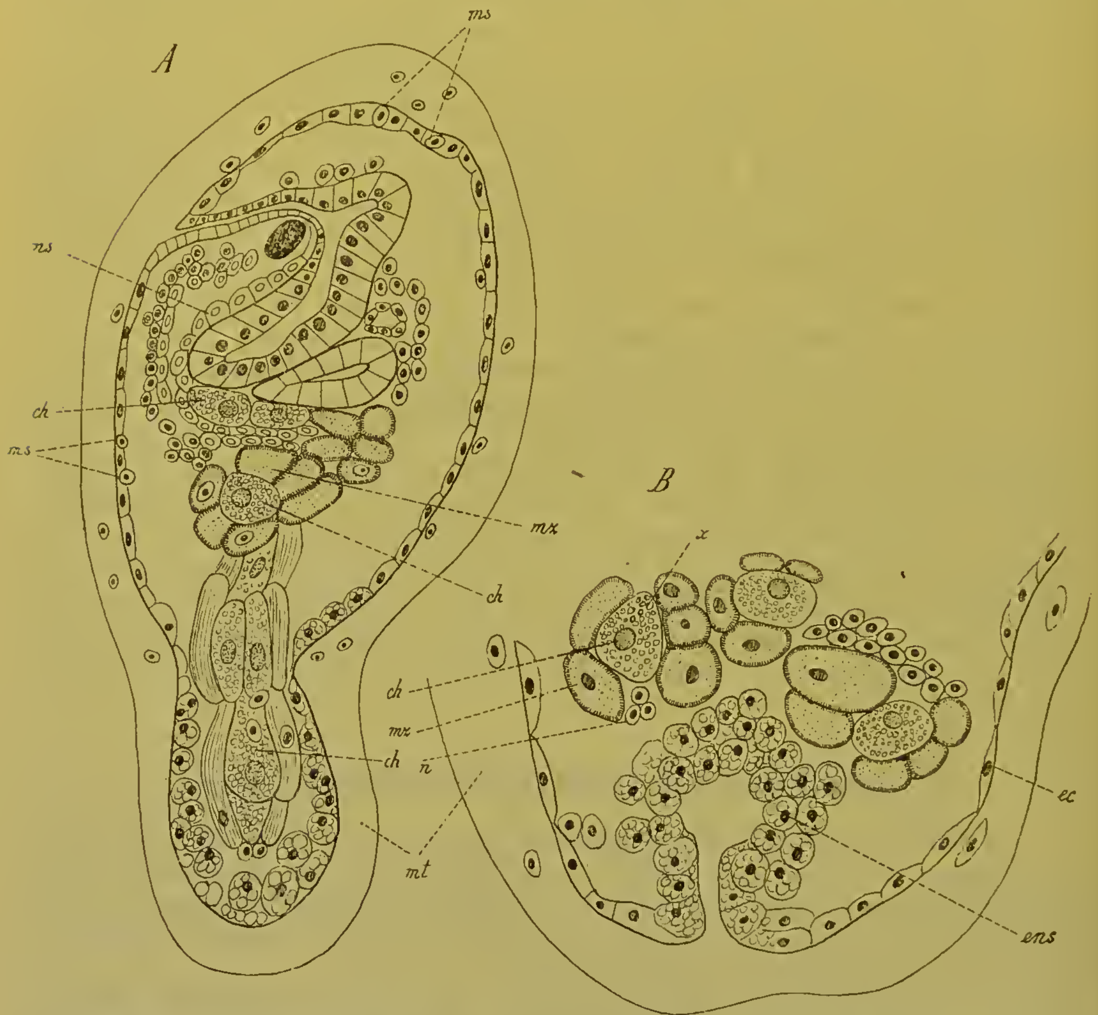


Fig. 759. Rückbildung des Schwanzabschnittes während der Metamorphose der Larve von Ascidia mammillata (nach Kowalevsky).

A Längsschnitt durch ein jüngeres Stadium.

B Hinterer Abschnitt eines Längsschnittes durch ein älteres Stadium.

ch Chordazellen, *ec* Ectoderm, *ens* eingestülpter epidermoidaler Theil des Schwanzes, *ms* Mesenchymzellen im Begriff das Ectoderm zu durchbohren, *mt* Cellulosemantel, *mz* Muskelzellen des Schwanzes, *n* Nervenzellen des Schwanzabschnittes, *ns* Neuralrohr.

levsky's neuesten Untersuchungen (No. 32) dadurch eingeleitet, dass die Gallertsubstanz der Chorda verschwindet, während die Chordazellen (Fig. 759 *ch*) sich wieder zu einem einfachen Zellstrang anordnen. Die Chordazellen, welche sich durch ihren körnigen Inhalt auszeichnen,

werden schliesslich durch Phagocyten aufgelöst. Das Gleiche ist mit den Muskelzellen der Fall. Die Ectodermzellen gehen bei der Verkürzung des Schwanzabschnittes in eine höhere Gestalt über (Fig. 759 *A*). Gleichzeitig lagern sich in ihnen rundliche, stark lichtbrechende Körperchen ab, so dass sie den sog. Körnchenkugeln der Muscidenpuppen (vgl. oben pag. 870) ähnlich werden. Wenn die inneren Organe des Schwanzabschnittes vollkommen in die Leibeshöhle des Rumpfes aufgenommen worden sind, so wird das Ectoderm nach innen eingestülpt (Fig 759 *B*, *ens*). Diese Einstülpung schnürt sich bald vollständig von der Epidermis der Larve ab, und stellt dann eine in der Leibeshöhle liegende, geschlossene Blase dar, deren Zellen sich jedoch bald in ihrem Verbande lockern, wobei das Lumen der Blase verschwindet, so dass schliesslich bloss ein Haufen desaggregirter, allmählich zerfallender Körnchenzellen übrig bleibt. Die Gallerthülle (Fig. 760 *C*, *ss*) des Schwanzabschnittes geht endlich auch verloren, sei es, dass sie einfach eingezogen wird, wie Kupffer beobachtete, oder dass sie abgeworfen wird, wie Seeliger in Uebereinstimmung mit Milne-Edwards behauptet.

Die Festsetzung der Larve wird mittelst des vorderen Körperendes vollzogen, wobei die Mundöffnung (Ingestionsöffnung) dem Anheftungspunkte genähert erscheint (Fig. 760 *B*). An der ausgebildeten Ascidie dagegen bezeichnet die Mundöffnung das dem Anheftungspunkte gegenüberliegende Ende der Hauptaxe des Körpers (Fig. 760 *C*). Diese Lageverschiebung der Mundöffnung ist der Ausdruck einer nach erfolgter Festsetzung sich vollziehenden Rotation des Körpers um seine Queraxe unter beträchtlicher Streckung der zwischen dem Munde und dem Anheftungspunkte gelegenen Körperparthie. Diese Streckung wird bei Clavellina nach Seeliger dadurch ermöglicht, dass sich vor dem Munde eine tiefe Einfaltung der Körperoberfläche ausbildet (Fig. 757, 760 *A* und *B*, *f*), durch welche ein vor dem Munde gelegener, die Haftpapillen tragender Körpertheil sich von dem übrigen Körper etwas absondert. Dieser stellt den Basalabschnitt der jungen Clavellina dar und wächst zu dem bald sich verästelnden Stolo aus. Die oben erwähnte Einfaltung ermöglicht es, dass der Körper der Clavellina, welcher ursprünglich mit seiner Längsaxe senkrecht zur Basalebene (Anheftungsfläche) gestellt war, sich zunächst schief gegen dieselbe neigt, dann sich mit seiner Längsaxe parallel zu derselben lagert, um sich zum Schluss sogar derart emporzurichten, dass nun die Mundöffnung dem Anheftungspunkte gegenüberliegt. Die sich so vollziehende Rotation um eine Queraxe, auf welche Kupffer und später Seeliger aufmerksam gemacht haben, beträgt sonach nahezu 180°. Es ist von Interesse, die Umwandlungen, welche sich an der Ascidienlarve nach der Festsetzung vollziehen, mit denen der Cirrhipedien und der Pedicellinalarve zu vergleichen, bei denen zum Theil ganz analoge Verhältnisse zu erkennen sind.

Einer ähnlichen Degeneration, wie die Organe des Schwanzabschnittes durchlaufen, fällt auch das larvale Nervensystem anheim. Die vordere Sinnesblase collabirt, ihre Elemente runden sich ab und verlieren den Zusammenhang. Man kann noch eine Zeit lang die nach dem Untergang der Sinnesorgane übrig bleibenden Pigmentklumpen in der Leibeshöhle der jungen Ascidie beobachten. Später gelangen die degenerirten Elemente in den Blutkreislauf, wo sie wahrscheinlich völlig zerfallen (vergl. oben pag. 1290). Einem gleichen Zerfalle unterliegt die aus grossen Ganglienzellen bestehende Anhäufung an der Ventralseite des Rumpfganglions. Das Centralnervensystem der jungen Ascidie entsteht nach Van Beneden und Julin (No. 9) aus jenen Elementen, welche im

Bereiche des Rumpfganglions den Centralkanal umschliessen und sich nach vorne auf die linke Ausbuchtung der Sinnesblase fortsetzen. Es liefern hierbei die der Gehirnblase entstammenden Elemente das definitive Ganglion, während die Elemente des Rumpfganglions einen von

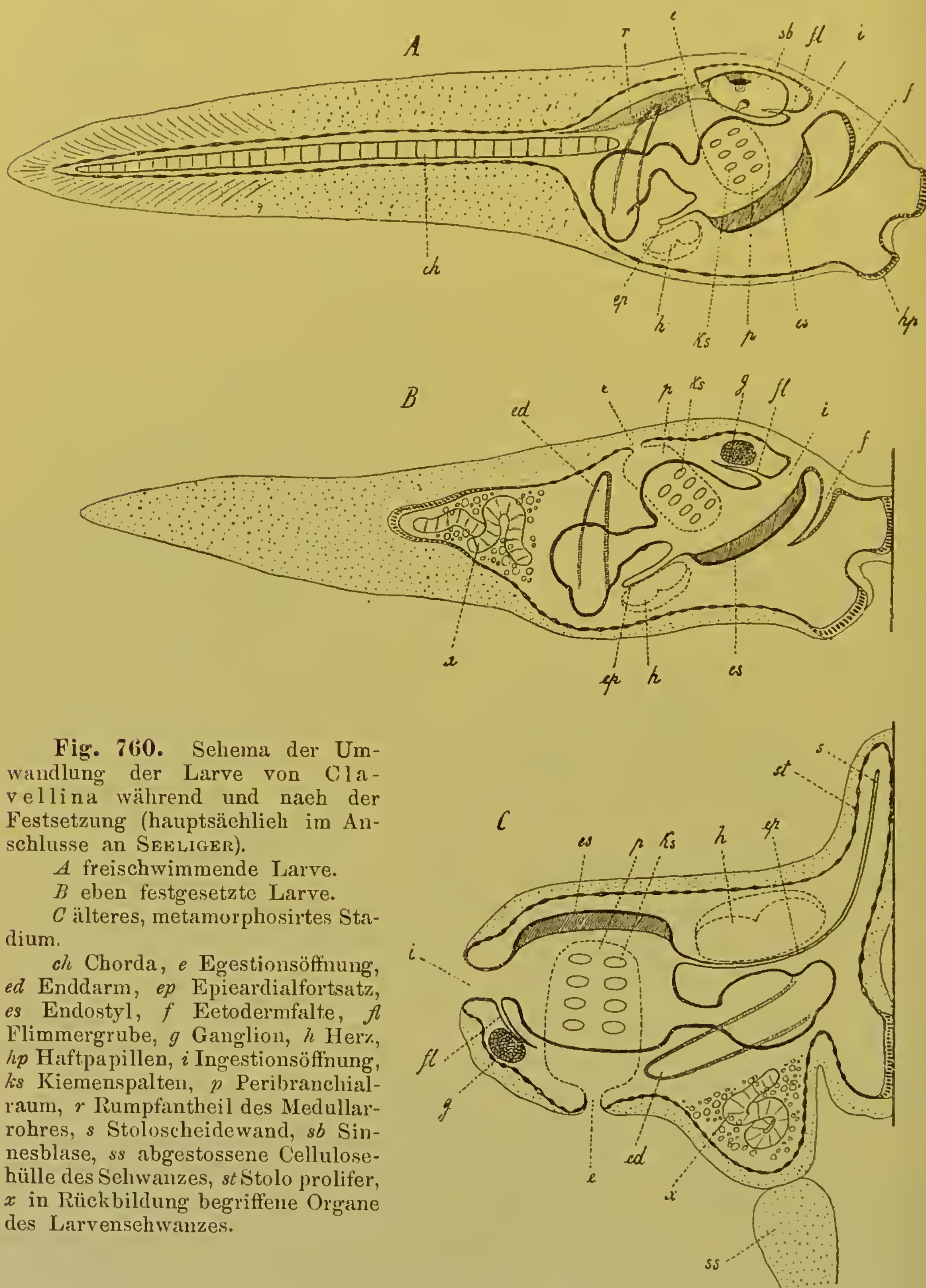


Fig. 760. Schema der Umwandlung der Larve von Clavellina während und nach der Festsetzung (hauptsächlich im Anschlusse an SEELIGER).

A freischwimmende Larve.

B eben festgesetzte Larve.

C älteres, metamorphosirtes Stadium.

ch Chorda, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *f* Ectodermfalte, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Herz, *hp* Haftpapillen, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *p* Peribranchialraum, *r* Rumpfantheil des Medullarrohres, *s* Stoloscheidewand, *sb* Sinnesblase, *ss* abgestossene Cellulosehülle des Schwanzes, *st* Stolo prolifer, *x* in Rückbildung begriffene Organe des Larvenschwanzes.

VAN BENEDEN und JULIN aufgefundenen, gangliösen Zellstrang (cordon ganglionnaire viscéral) produciren, welcher, vom Gehirne zunächst in der dorsalen Medianlinie nach hinten ziehend, der Dorsalwand des Kiemenkorbes eingelagert ist, dann aber nach links abweicht, an der linken

Seite des Oesophagus verläuft und zwischen den beiden Leberdivertikeln endigt.

Nach vollzogenem Durchbruch der Gallerte entsprechend der Ingestions- und Egestionsöffnung ist die Wasseraufnahme und Nahrungsaufnahme ermöglicht.

Bei der Weiterbildung des Kiemenkorbes ist vor Allem die Entwicklung neuer Kiemenspalten zu berücksichtigen. Dieselben entstehen

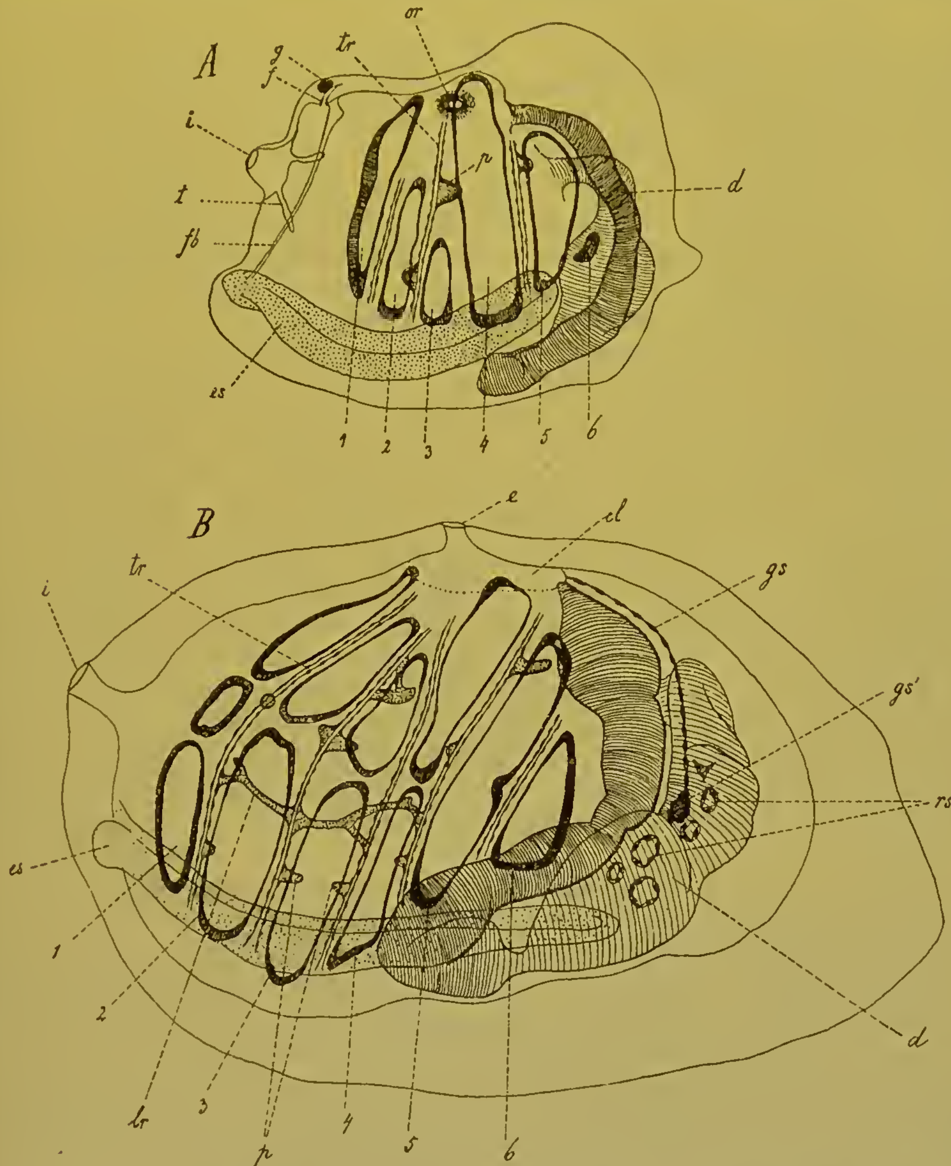


Fig. 761. Zwei junge Stadien von Phallusia scabroides (nach Van Beneden und Julin, etwas verändert).

1–6 in *A* die sechs primären Kiemenspalten, in *B* die aus denselben hervorgegangenen Reihen von Kiemenspalten, *cl* Cloakenhöhle, *d* Darmschlinge, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *f* Flimmergrube, *fl* Flimmerbogen, *g* Ganglion, *gs* Genitalstrang, *gs'* Genitalsäckchen, *i* Ingestionsöffnung, *lr* Longitudinalrippen, *or* paarige Anlage der Egestionsöffnung, *p* papillenförmige Anlage der Longitudinalrippen, *rs* Nierensäckchen, *t* Tentakelkranz, *tr* Transversalrippen des Kiemenkorbes.

im Allgemeinen, indem die entodermale Wand der Höhle des Kiemendarmes ein flaches Divertikel entsendet, welches mit der Auskleidung

der Peribranchialhöhle verlöthet. An der Verlöthungsstelle bricht die Kiemenspalte in der Form einer anfangs sehr kleinen Oeffnung durch. Auf diese Weise entsteht bei Phallusia mamillata nach Kowalevsky bald nach der Ausbildung der ersten Kiemenspalte hinter derselben eine zweite (Fig. 755 *k''*), die — wie es scheint — an Grösse bald der ersten gleichkommt. Später entstehen nach Krohn (No. 33) zwischen diesen beiden zwei neue Kiemenspalten und hinter der letzten in der Reihe (der zweiten der Bildung nach) noch eine weitere. Es sind auf diese Weise fünf in einer longitudinalen Reihe angeordnete primäre Kiemenspalten gebildet worden. Die zwischen je zwei benachbarten Kiemenspalten gelegenen Substanzbrücken enthalten je einen Blutsinus (Kiemengefäss Fig. 755 *b*). Später sollen über und unter dieser primären Reihe neue Reihen von Kiemenspalten auftreten. In späteren Stadien soll ferner die Zahl der Kiemenspalten auch dadurch vermehrt werden, dass sich zwischen den vorhandenen neue Spalten, sowie zwischen den Reihen neue Reihen einschieben. Die Kiemenspalten erscheinen zuerst nach der transversalen Richtung verlängert. Später ändern sie ihre Form und strecken sich nach der longitudinalen Richtung.

Ein ganz anderes Gesetz liegt nach Van Beneden und Julin (No. 9) der Vermehrung der Kiemenspalten bei Phallusia scabroides zu Grunde. Hier wird zunächst eine längsverlaufende Reihe von sechs primären Kiemenspalten (1—6 in Fig. 761 *A*) gebildet. Von diesen soll die vierte (4) in der Reihe die zuerst entstandene sein, während die vorderste (1) die zweite der Entstehung nach ist. In dritter Linie entsteht die fünfte (5) in der Reihe, hierauf die zweite (2), während jene Kiemenspalten, welche in der Reihenfolge an dritter (3) und sechster (6) Stelle stehen, zuletzt gebildet werden. Diese sechs primären Kiemenspalten verlängern sich bedeutend nach der queren Richtung (Fig. 761 *B*) und theilen sich, indem sie durch vorwachsende Ausstülpungen der zwischen den Kiemenspalten gelegenen Substanzbrücken durchgeschnürt werden. Auf diese Weise gehen aus den sechs primären Kiemenspalten sechs transversale Reihen von secundären Kiemenspalten hervor. In späteren Stadien sollen zwischen diesen sich neu durchbrechende Kiemenspalten interpoliren.

Bei Clavellina treten nach Seeliger schon an der freischwimmenden Larve zwei transversale Reihen von Kiemenspalten auf (Fig. 760 *A*). Erst spät nach erfolgter Festsetzung kommt noch je eine neugebildete Reihe vor und hinter denselben hinzu. Hier wird die Zahl der Kiemenspalten durch das Auftreten neuer selbständiger Perforationen (also nicht durch Theilung der vorhandenen) vermehrt. Aehnlich verhält sich nach Garstang (No. 21a) die Knospe von Botryllus, während in der Larve die Vermehrung der Kiemenspalten durch Theilung der zuerst angelegten erfolgt. Nach Garstang bietet Pyrosoma mit seinen transversal verlängerten, in einer Reihe angeordneten Kiemenspalten besonders ursprüngliche Verhältnisse dar.

Neuerdings wurde die Entstehung der sechs primären Kiemenspalten (Fig. 761 *A* 1—6) von Willey (No. 54a) an Ciona genauer untersucht. Zunächst entstehen gleichzeitig und anscheinend unabhängig von einander die Spalten 1 und 4. Willey ist geneigt, diese beiden als Theile einer einzigen Spalte, welche durch einen „Zungenbalken", wie bei Amphioxus, von einander getrennt sind, aufzufassen. Die zunächst auftretenden Spalten 2 und 3 schnüren sich von 1 und 4 ab, während 5 und 6 selbstständig entstehen. Willey betrachtet demnach die Spalten 1—4 als durch Abschnürung gesonderte Theile einer einzigen Primärspalte.

Dem Stadium der Fig. 761 *A* würden dann eigentlich nur drei Primärspalten zuzurechnen sein. Indem die sechs vorhandenen Spalten sich in der von VAN BENEDEN und JULIN angegebenen Weise theilen, entstehen sechs transversale (quere) Reihen von Kiemenspalten, welche anfangs noch nach der transversalen Richtung verlängert sind (Fig. 761 *B*), später jedoch sich in der Längsrichtung (parallel zum Endostyl) verlängern. Indem diese Stigmen sich sodann nochmals theilen, werden zwischen die bereits vorhandenen sechs Reihen neue transversale Reihen eingeschoben (WILLEY).

Schon frühzeitig kann man an der Innenseite des Kiemenkorbes zwischen je zwei primären Kiemenspalten eine nach innen vortretende Entodermfalte (Fig. 761 *tr*) erkennen. Das sind die Anlagen der transversalen Rippen. An diesen treten Knöpfchen auf (*p*), von denen nach vorne und hinten Papillen auswachsen. Indem diese Papillen der auf einander folgenden Kiemenbogen sich bis zur Berührung nähern und mit einander verschmelzen, entstehen die Longitudinalrippen (*lr*) des Kiemenkorbes.

Frühzeitig lassen sich auch schon die ersten Anlagen des pericoronalen Kreises (Flimmerbogen Fig. 761 *A, fl*), sowie die vor demselben

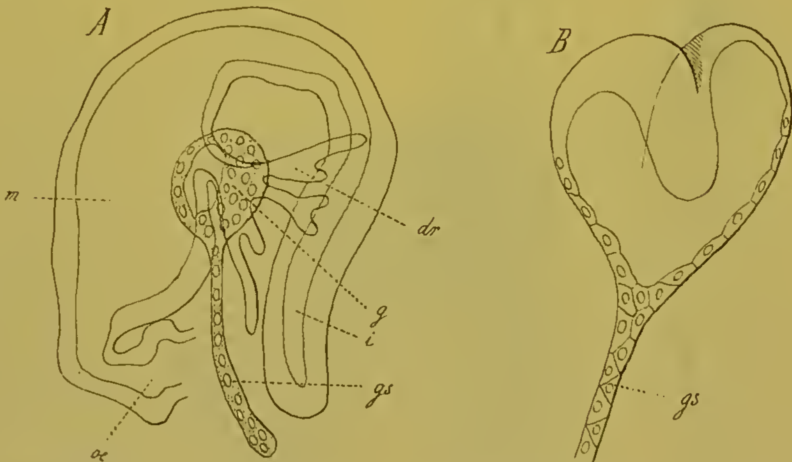


Fig. 762. *A* Dorsalansicht der Darmschleife in der Knospe von Perophora Listeri mit der Anlage der Genitalorgane, *B* etwas älteres Genitalsäckchen (nach VAN BENEDEN und JULIN).
g Genitalsäckchen, *gs* Genitalstrang, *dr* darmumspinnende Drüse, *oe* Oesophagus, *m* Magen, *i* Intestinum.

gelegene des mit Tentakeln (*t*) besetzten coronalen Kreises erkennen. Die Anordnung der Tentakeln zeigt bei ihrem ersten Auftreten ein bilateral-symmetrisches Verhalten.

Wir haben noch die Entwicklung der Geschlechtsorgane zu besprechen. Bei den zusammengesetzten Ascidien bringt das aus dem Ei sich entwickelnde Individuum keine Geschlechtsorgane zur Ausbildung. Es pflanzt sich ausschliesslich durch Knospung fort. In gleicher Weise verhalten sich die socialen Ascidien (GANIN). Wir müssen uns daher an die einfachen Ascidien oder an die Knospen der übrigen halten, um die Entwicklung der Geschlechtsorgane zu verfolgen. In beiden Fällen ist der Verlauf der Entwicklung ein so übereinstimmender, dass wir die Knospen von Perophora, welche nach dieser Richtung von KOWALEVSKY sowie von VAN BENEDEN und JULIN (Nr. 10) untersucht wurden, unserer Schilderung als Paradigma zu Grunde legen können.

Die Ascidien sind hermaphroditisch. Die männliche und weibliche Genitalanlage gehen jedoch aus einer gemeinsamen Anlage hervor, welche stets unpaar und median der Darmschlinge dorsalwärts aufgelagert er-

scheint (Fig. 761 *B*, *gs'*, Fig. 825 *E*, *g*, pag. 1376). Wir finden sie an jener Stelle, an welcher der Ausführungsgang der darmumspinnenden Drüse seine ersten Verästelungen aufweist (Fig. 762 *A*). Sie besteht aus einer Anhäufung von Zellen, welche gegenüber den gewöhnlichen Mesenchymzellen keine Unterschiede erkennen lassen, und aus einem einreihigen Zellstrang, welcher nach vorne zieht und das Cloakenepithel erreicht (Genitalstrang Fig. 761 *B*, *gs*). Im nächsten Stadium tritt im Innern der Zellanhäufung eine Höhle auf (Fig. 762 *A*). Die so entstandene blasenförmige Anlage der Genitaldrüsen wird bald durch eine transversale Einschnürung in zwei Divertikel (Fig. 762 *B*) getheilt, von denen das eine die Anlage der männlichen, das andere die Anlage der weiblichen Genitaldrüse und ihres Ausführungsganges darstellt. Von diesen beiden Divertikeln eilt zunächst das innere (mehr ventralwärts gelegene) in der Entwicklung voraus. Es wird flaschenförmig. Seine erweiterte Endanschwellung (Fig. 763 *A*, *h*) wird zum Hoden und lässt bald eine äussere flache Epithelschicht und innere Schichten von Spermamutterzellen unterscheiden. Der verengte Ausführungsgang (Vas deferens *vd*) mündet anfangs in die weibliche Genitalblase. Auch an letzterer ist eine beträchtliche Längsstreckung zu bemerken (Fig. 763). Während nahe dem blinden Ende das Keimepithel (*k*) sich differenzirt, wird der übrige gestreckte Theil der Anlage zum Oviduct (*od*). Gleichzeitig mit der Streckung dieses Oviductabschnittes wird der als Gubernaculum fungirende Genitalzellstrang (*g*) entsprechend verkürzt. Es ist wahrscheinlich, dass der Oviduct sich zum Theil auf Kosten des letztern entwickelt. Auf diese Weise wird das Ende des Oviductes der Cloakenwand immer mehr genähert, bis sie nach dem vollständigen Verschwinden des Genitalstranges die letztere direct berührt. Gleichzeitig hat sich die Einmündungsstelle des Vas deferens dieser Berührungsstelle immer mehr genähert, so dass schliesslich beide Kanäle gesondert in die Cloake münden. Die männliche und weibliche Genitalanlage sind auf diese Weise vollständig von einander getrennt worden. Die weitere Entwicklung der Genitaldrüsen beruht hauptsächlich auf fortschreitender Lappenbildung. In dem weiblichen Keimepithel lassen sich frühzeitig Eier von umgebenden, in-

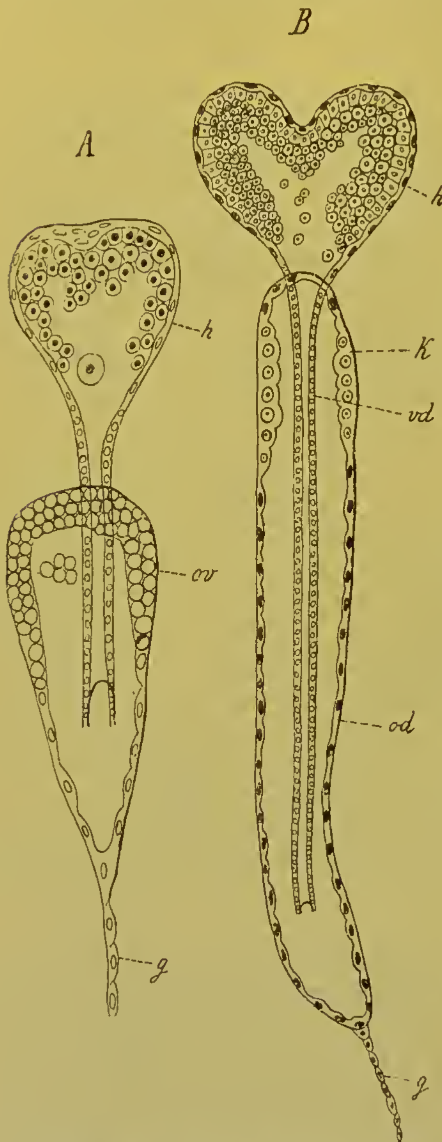


Fig. 763. Spätere Entwicklungsstadien der Geschlechtsorgane in der Knospe von Perophora Listeri (nach Van Beneden und Julin).

g Genitalstrang, *h* Anlage des Hodens, *k* Keimlager des Ovariums, *od* Oviduct, *ov* Anlage des Ovariums, *vd* Vas deferens.

differenten Zellen unterscheiden. Letztere umhüllen die Eier als Follikel. Bei der fortschreitenden Grössenzunahme der Eier rücken dieselben von ihrem Follikel umhüllt in das umgebende Stroma, so dass sie schliesslich wie die Beeren einer Traube nur durch einen dünnen Ausführungsgang des Follikels mit dem Ovarialepithel zusammenhängen.

In ähnlicher Weise wie die erste Anlage der Genitalorgane bilden sich auch die **Harnbläschen** (Fig. 761 *B*, *rs*) aus, Anhäufungen von Mesenchymzellen, in deren Innerem ein Hohlraum auftritt, welcher anfangs nur seröse Flüssigkeit, später jedoch Harnconcremente enthält (Van Beneden und Julin No. 9).

G. Abgekürzte Entwicklung der Molguliden.

Die Entwicklung jener Formen, deren Eier bis zum Ausschlüpfen der geschwänzten Larven im Mutterleibe verbleiben (Synascidien, Cynthien, Lithonephria), ist nach mancher Hinsicht etwas modificirt und abgekürzt. Merkwürdiger Weise zeigen jedoch einige Molguliden, deren Eier abgelegt werden, die weitgehendste Abkürzung der Entwicklung. Das geschwänzte Larvenstadium kommt hier — wie wir durch Lacaze-Duthiers (No. 36) und Kupffer (No. 35) wissen — gar nicht mehr zur Ausbildung; ja es scheint sogar die Chorda nicht zur Anlage zu kommen. Im Uebrigen scheint die Entwicklung dieser Formen, so weit bisher bekannt geworden ist, nicht wesentlich von der der anderen Ascidien abzuweichen. Nach Ablauf der Furchung der sehr undurchsichtigen Eier erkennt man im Innern des Embryos den dickwandigen primären Darmsack und neben demselben eine Anhäufung grösserer mit Reservenahrungsstoffen erfüllter Zellen. Letztere Anhäufung ist während des weiteren Verlaufes der Entwicklung noch lange Zeit nahe dem hinteren Körperende des Embryos (Fig. 764 *r*) zu erkennen. Sie darf vielleicht als ein Aequivalent des in der Entwicklung unterdrückten Larvenschwanzes betrachtet werden und lässt sich dem Eläoblast der Pyrosomen und Salpen vergleichen. Während die Entwicklung der inneren Organe fortschreitet, wachsen an der Oberfläche fünf fingerförmige Ausstülpungen des Ectoderms (Fig. 764 *f*) hervor, welche nach Grösse und Lage vielfach variiren und später wieder rückgebildet werden. Sie dienen nicht — wie man wohl meinen sollte — zur Anheftung des Embryos bei der Festsetzung. Das Nervensystem (*n*) scheint sich aus einer Ectodermeinsenkung

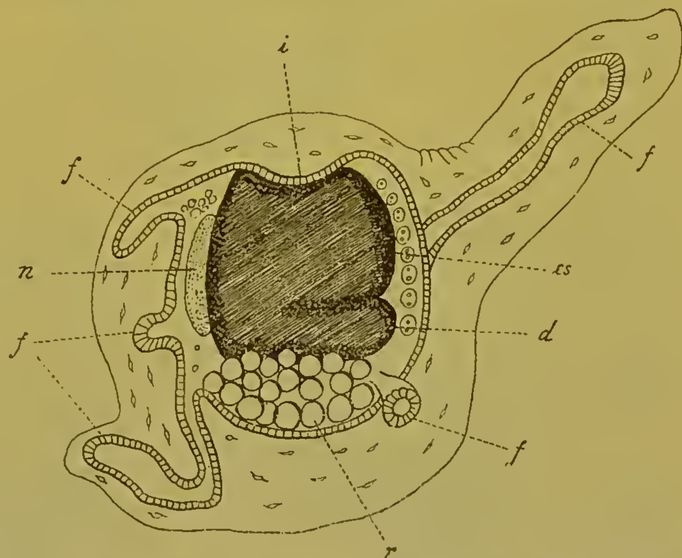


Fig. 764. Embryo von Molgula macrosiphonica (nach Kupffer).
d Anlage des Darmkanals, *es* Endostyl, *f* Körperfortsätze, *i* Anlage der Ingestionsöffnung, *n* Nervensystem, *r* Reservenahrungskugeln.

zu entwickeln. Der primäre Darmsack stellt die Anlage des Kiemendarmes dar. Der eigentliche Darmkanal (*d*) entwickelt sich als Ausstülpung von dem hinteren, dorsalen Winkel des primären Darmsackes. Die Entwicklung der Ingestions- und Egestionsöffnung, des Endostyls, der Kiemenspalten etc. geht wie bei den übrigen Ascidien vor sich.

3. Doliolum.

Die Entwicklung aus dem Ei scheint sich bei Doliolum direct an die der Ascidien anzuschliessen. Wie bei den letzteren, so kommt auch hier ein vermittelst eines Ruderschwanzes sich fortbewegendes Larvenstadium vor, welches zuerst von Krohn (No. 85), später von Gegenbaur (No. 78), Keferstein und Ehlers (No. 81), Grobben (No. 79) und Uljanin (No. 86) beschrieben wurde. Letzterem Forscher verdanken wir überdiess fast die einzigen Angaben über die bisher sehr ungenügend bekannt gewordene Embryonalentwicklung.

Das reife Ei von Doliolum gelangt, von Follikelzellen umhüllt, in die Cloakenhöhle des Mutterthieres, aus welcher es bald in das umgebende Wasser ausgestossen wird. Gelegentlich scheint aber (nach einer Bemerkung von Leuckart No. 98) ein Theil der Embryonalentwicklung innerhalb der Cloakenhöhle des Mutterthieres durchlaufen zu werden. In der Regel wird das Ei erst nach seiner Ausstossung aus der Cloakenöffnung befruchtet, worauf es sich mit einer homogenen Membran umhüllt. Diese Membran (Fig. 765 *m*), welche sich bald von der Oberfläche des Eies abhebt, so dass ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum zwischen der letzteren und dem Häutchen zu erkennen ist, wird von Uljanin als Dotterhaut bezeichnet und weist noch lange an der äusseren Oberfläche Reste des ursprünglich daselbst vorhandenen Follikelepithels (*f*) auf. Da jedoch sowohl von Grobben, als auch von Fol (No. 21) innerhalb der genannten Membran Zellen beobachtet wurden, welche ohne Zweifel den Testazellen der Ascidien entsprechen, so dürfen wir dieselbe vielleicht dem Chorion der Ascidieneier als gleichwerthig erachten.

Die Furchung ist eine totale und nahezu äquale und erinnert durchaus an die oben beschriebene der solitären Ascidien. Ebenso wurde von Uljanin das Blastulastadium und die Invaginationsgastrula (Fig. 765 *A*) beobachtet, welche durchaus den entsprechenden Stadien der Ascidien zu vergleichen sind.

Ueber die weiter folgenden Stadien sind wir nur ganz ungenügend unterrichtet. Das nächste von Uljanin beobachtete Stadium, welches Fig. 765 *B* darstellt, zeigt einen birnförmigen Embryo, in dessen Innerem wir drei gesonderte Anlagen unterscheiden. Eine dorsale grössere Zellmasse (*n*) wird von Uljanin als die hier nicht in Form eines Rohres, sondern einer soliden Ectodermwucherung auftretende Anlage des Centralnervensystems gedeutet, während eine ventralwärts gelegene Zellmasse (*ch*) als Chordaanlage, und eine hintere Zellmasse als Mesoderm (*ms*) in Anspruch genommen wird. Nach Uljanin soll der Urdarm (Archenteron) zur Bildung der Chorda und des Mesoderms aufgebraucht werden, die definitive Darmanlage dagegen ihre Entstehung einer erst später auftretenden, selbstständigen Ectodermeinstülpung verdanken.

Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 765 *C*) erscheint der Embryo mehrfach innerhalb der Eihaut geknickt. Wir können einen erweiterten vorderen Körperabschnitt, dessen Hauptmasse durch die umfangreiche Ganglienanlage (*n*) repräsentirt ist, von einem in zwei Schenkel ab-

geknickten Schwanzabschnitt unterscheiden, in welchem wir bereits die Chorda (*ch*) entwickelt sehen. Durch die ganze Länge beider Körperregionen sind zwei seitliche Mesodermstreifen (*ms*) zur Entwicklung gekommen. Aehnliche Stadien wurden auch von Fol beobachtet (No. 21).

Da die sich nun anschliessenden Stadien (Fig. 766 *A*) bereits im Stande sind, sich vom Grunde des Meeres, auf welchem das abgelegte Ei ruht, zu erheben und vermittelst der Bewegungen ihres langgestreckten Schwanzabschnittes umherzuschwimmen, so werden sie gewöhnlich als Larven bezeichnet, obgleich sie noch von der stark ausgedehnten Eihaut (*m*) umhüllt bleiben, an welcher noch Reste der Follikelzellen zu erkennen sind. Es ist nicht genau bekannt, wann diese Eihaut abgeworfen wird. Der Körper dieser den Ascidienlarven ähnlichen pelagischen

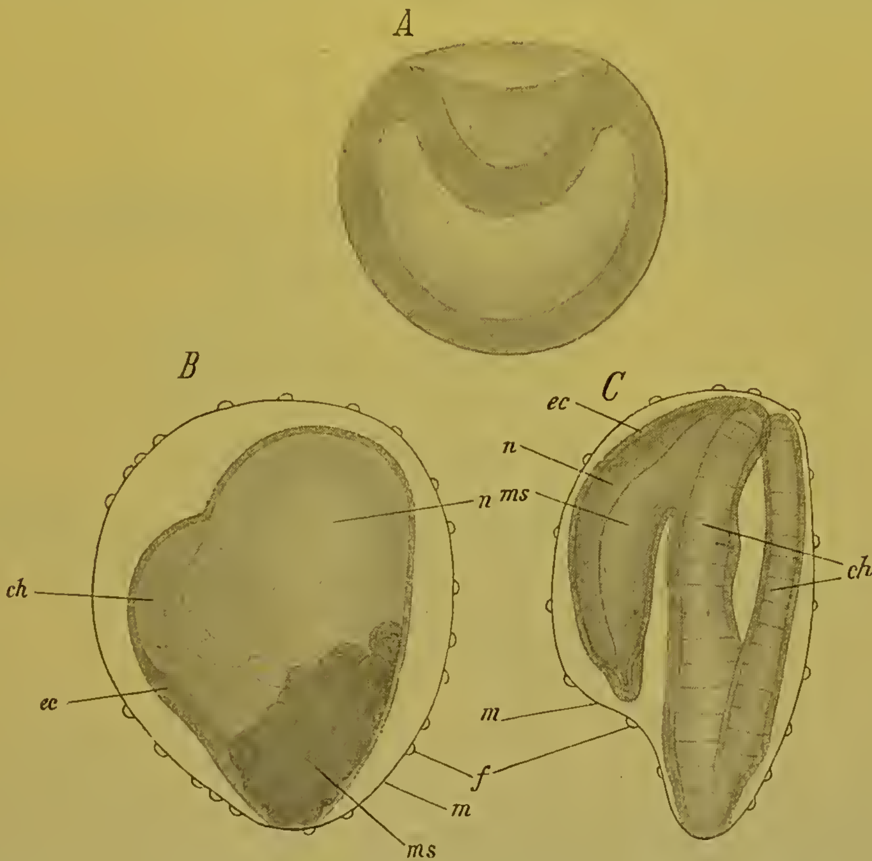


Fig. 765. Drei Embryonalstadien von Doliolum mülleri (nach Uljanin).
A Gastrulastadium, *B* und *C* weiter entwickelte Embryonen.
ch Chorda, *ec* Ectoderm, *f* Follikelzellen, *m* Eihaut (Chorion), *ms* Mesoderm, *n* Anlage des Nervensystems.

Entwicklungsstadien ist langgestreckt (Fig. 766 *A*) und durch das Vorhandensein einer die Körpermitte einnehmenden, blasenförmigen Auftreibung des Ectoderms (*eb*) ausgezeichnet, welche durch Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zu Stande kommt. Durch die Entwicklung dieser Blase wird der Körper in einen vorderen und hinteren Abschnitt vollständig getrennt. Aus dem vorderen Körperabschnitt bildet sich das junge Doliolum (ungeschlechtliche oder Ammenform), während die Ectodermblase und der Schwanzabschnitt als provisorische Larvenorgane zu betrachten sind und später rückgebildet werden (Fig. 766 *B*, 767).

Der Bau des Schwanzabschnittes entspricht dem der Ascidienlarven. Derselbe enthält die Chorda (*ch*) und seitliche zu Muskelplatten umgebildete Mesodermstreifen. An dem vorderen Ende des Schwanzabschnittes erscheint ein Theil der Mesodermzellmasse (Fig. 766 *ms''*) nicht zu spindelförmigen Muskelfasern umgewandelt. Von diesem werden später zwei Zellhaufen (*y*) in die Ectodermblase abgegeben, wo sie sich auflösen und in Blutkörperchen umwandeln.

Der vordere Körperabschnitt enthält die sehr umfangreiche Anlage des Centralnervensystems (Fig. 766 *A*, *n*) und den vorderen Abschnitt der seitlichen Mesodermstreifen (*ms'*), welche ebenfalls von ihrem hinteren Ende Elemente in die Ectodermblase abgeben, die sich zu Blutkörperchen umwandeln. Ausserdem erkennt man eine ventralwärts sich bildende Ectodermeinstülpung (*p*), aus welcher der gesammte Darmkanal der

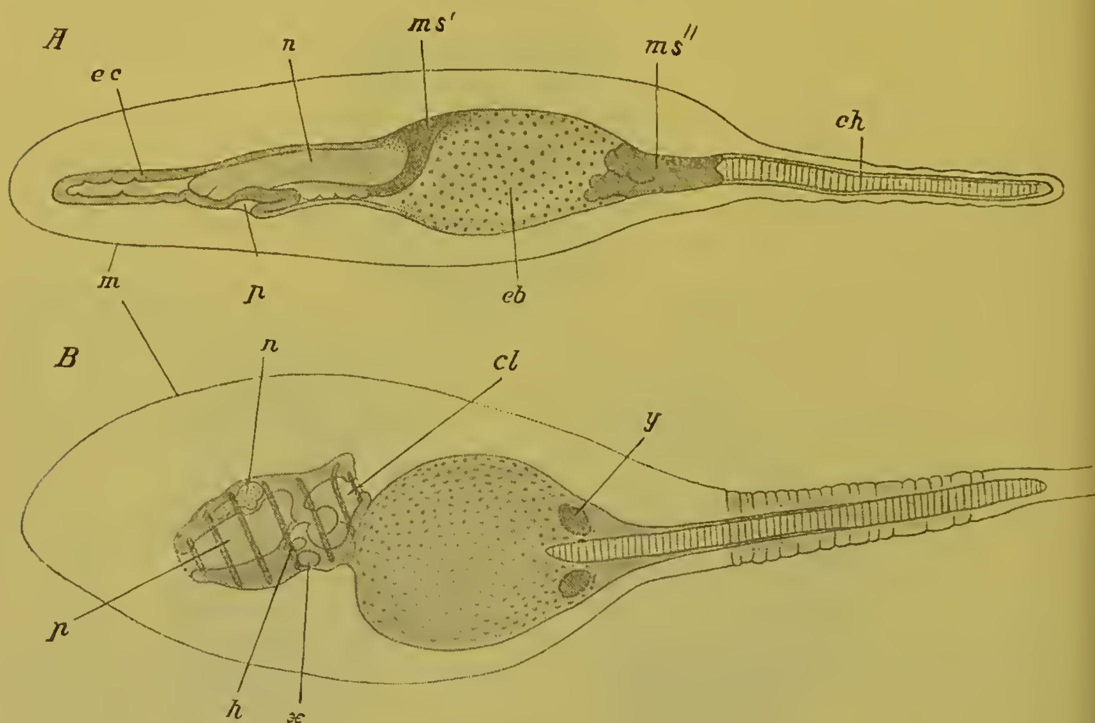


Fig. 766. Zwei sog. Larvenstadien von Doliolum mülleri (nach Uljanin). *A* jüngeres Stadium, *B* älteres Stadium mit vollständig entwickeltem Tönnchen. *ch* Chorda, *cl* Cloakenhöhle, *eb* Ectodermblase, *ec* Ectoderm, *h* Herz, *m* Eihaut, *ms'* vordere Mesodermanlage, *ms''* hintere Mesodermanlage, *n* Nervensystem, *p* Pharynxhöhle, *x* Mesodermanlage des Stolo, *y* Mesodermanhäufungen.

Ammenform hervorgeht. Zunächst entwickelt sich aus dieser Einstülpung durch Erweiterung derselben direct der sog. Pharyngealraum (Fig. 766 *B*, *p*), während der Darm im engeren Sinne aus einem soliden Zapfen hervorgeht, welcher im Grunde dieser Einstülpung zur Entwicklung kommt. Sehr bald wandelt sich dieser Zapfen in einen anfangs an beiden Enden blindgeschlossenen Kanal um, welcher sich in Oesophagus, Magen und Intestinum differenzirt und auch die Anlage der darmumspinnenden Drüse erkennen lässt. Erst später gewinnt die Darmanlage ihre Ausmündung nach der Cloakenhöhle (*cl*). Letztere entwickelt sich später als die Pharyngealhöhle aus einer selbstständigen dorsalen Ectodermeinstülpung (*cl* in Fig. 768), welche, indem sie sich vergrössert, sich dicht

an die Hinterwand der Pharyngealhöhle anlegt. Auf diese Weise entsteht die quere, etwas schräg gestellte Kiemenlamelle, in welcher bald die bei der Ammengeneration in vier Paaren (Fig. 832 *A*, *ks*, pag. 1382) vorhandenen Kiemenspalten in der Form kleiner rundlicher Löcher zum Durchbruche kommen. Nach Uljanin sollen die beiden dorsalwärts gelegenen Paare früher zur Entwicklung kommen, als die ventralen.

Die Anlage des Centralnervensystems (Fig. 768 *n*) behält nur in ihrem mittleren Theil ihre ursprüngliche Mächtigkeit bei, während ihr vorderes und hinteres Ende sich bald verschmälern. In dem vorderen, verschmälerten Theil entwickelt sich eine unregelmässig begrenzte Höhle, welche gegen die Pharyngealhöhle durchbricht. Aus diesem Abschnitte geht die Flimmergrube (*fl*) und ein mit derselben in Zusammenhang stehender zarter Kanal hervor, welcher die erstere mit dem subganglionären Körper (dem Homologon der „Glande hypophysaire" der Ascidien) in Verbindung setzt. Aus der mittleren Anschwellung der Nervenanlage entwickelt sich das eigentliche Ganglion und der subganglionäre Körper,

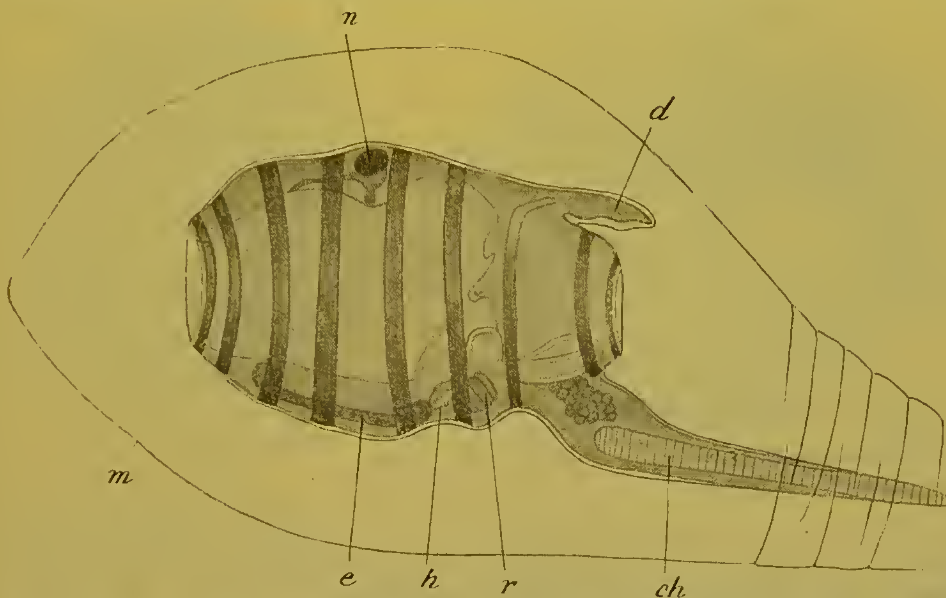


Fig. 767. Junge Ammenform von Doliolum ehrenbergii, mit rudimentärem Larvenschwanz (nach Uljanin).
ch Chordarudiment, *d* sog. Dorsalstolo, *e* Endostyl, *h* Herz und Pericard, *m* Eihaut, *n* Nervensystem, *r* sog. rosettenförmiges Organ (Anlage des Ventralstolo).

während die hintere verschmälerte Parthie zu einem unpaaren, nach hinten verlaufenden Nerven (Nervus branchialis, *nb*, Uljanin) sich umwandelt, in welchem wir vielleicht das Homologon des von Van Beneden und Julin bei den Ascidien gefundenen ganglionären Zellstranges erblicken dürfen (vgl. oben pag. 1300). Später kommen die peripheren Nerven, sowie die Sinnesorgane zur Ausbildung, unter denen besonders das bläschenförmige, der linken Körperseite angehörige Gehörorgan (Fig. 832 *A*, *ot*) zu erwähnen ist, welches seine Entstehung einer Ectodermeinstülpung verdankt, während eine in das Innere rückende Zelle sich in den Otolithen umwandelt. Nach Uljanin soll bei Doliolum mülleri das Gehörorgan zeitlebens auf der Ausbildungsstufe einer napfförmigen Ectodermeinstülpung verbleiben.

Aus dem Mesoderm des vorderen Körperabschnittes entwickeln sich hauptsächlich die Muskelreifen (Fig. 768 *m*), die Pericardialanlage

(Fig. 769 *B, h*) und die Mesodermmasse (*ms'*) des ventralen Stolo prolifer der Amme (rosettenförmiges Organ von KEFERSTEIN und EHLERS). Es schnüren sich von der Mesodermschicht, welche die Pharyngealhöhle mantelförmig umhüllt, hinten und ventralwärts zwei Zellgruppen ab, von denen die eine dem Ectoderm dicht anliegt und zum Mesoderm des Ventralstolo (*ms'*) wird, während die andere, neben der Darmkanalanlage gelegene, zum Pericardialsäckchen (*h*) sich umbildet, indem im Inneren derselben eine Höhle auftritt und die Zellen sich epithelartig anordnen. Wie bei den übrigen Tunicaten, so geht auch hier das Herz aus einer dorsalen Einstülpung dieses Säckchens hervor[1]. Es muss erwähnt werden, dass der dorsale Abschluss des Herzrohres durch eine histologisch differente Lamelle bewerkstelligt wird (Mittelfeld von GROBBEN), über deren Entwicklung allerdings nichts Näheres bekannt geworden ist. Immerhin werden wir durch diese Verhältnisse an die Theilnahme der Epicardiallamelle an der Bildung des Ascidienherzens (nach VAN BENEDEN und JULIN, vgl. oben pag. 1295) erinnert.

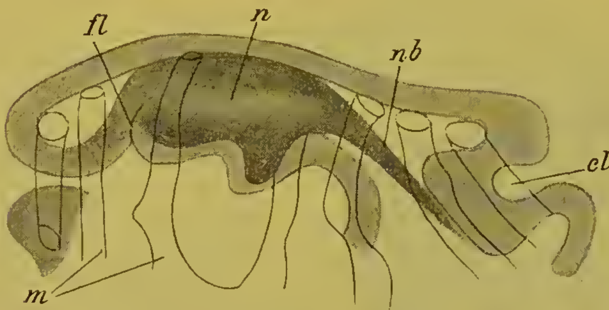


Fig. 768. Dorsale Parthie einer älteren Larve von Doliolum mülleri (nach ULJANIN).
cl Cloake, *fl* Flimmergrube, *m* Muskelreifen, *n* Ganglion, *nb* Nervus branchialis.

Die Muskelreifen entwickeln sich in ganz ähnlicher Weise, wie wir dies unten (pag. 1346) nach LEUCKART für Salpa democratica schildern werden, durch das Auftreten von fensterförmigen Durchbrechungen in der Mesodermlamelle, durch welche die einzelnen Muskelreifen von einander geschieden werden.

Auf diese Weise sind in den Hauptzügen die wichtigsten Organsysteme der ersten Ammengeneration (Fig. 767, 830, 832 *A*, pag. 1382) angelegt. Wir müssen noch erwähnen, dass an dieser zwei Stolonen, welche zur Ausbildung der Knospen in Beziehung stehen, zur Anlage kommen. Von diesen liegt der eine (Fig. 767 *r*, Fig. 832 *A*, *rs*) an der Ventralseite hinter dem fünften Muskelreifen dem Hinterende des Pericardialsäckchens dicht angelagert; wir werden ihn als Ventralstolo bezeichnen (sog. rosettenförmiges Organ). Der zweite oder Dorsalstolo (Fig. 767 *d*, 832 *ds*) entspringt von der Rückenfläche in dem siebenten Zwischenmuskelraume und stellt einen knieförmig gebogenen, nach hinten spitz zulaufenden Fortsatz dar, in dessen Basis sich eine offene Schleife des siebenten Muskelreifens hineinerstreckt (Fig. 830 *st'*). Ueber den Bau und die Entwicklung dieser Stolonen, sowie über ihre Bedeutung für die Ausbildung der weiter folgenden Generationen werden wir unten (pag. 1378 ff.) ausführlicher zu sprechen haben.

Nach vollendeter Ausbildung der jungen, tönnchenförmigen Ammenform vollzieht sich die allmähliche Rückbildung der provisorischen Larvenorgane. Während die Elemente der inneren Parthien einer all-

[1]) Die Angaben GROBBEN's über die Bildung des Herzens bei der Doliolumlarve sind von ULJANIN missverstanden und irrthümlich wiedergegeben worden.

mählichen fettigen Degeneration unterliegen und dem Blutstrome der Amme beigemischt werden, wird die Ectodermhülle derselben immer mehr und mehr verkürzt, so dass die Ectodermblase und der Larvenschwanz bald nur mehr in der Form eines hügelförmigen Auswuchses am Körper der Amme zu erkennen sind. Derselbe erinnert auffallend an ein aus Reservenahrungsstoffen bestehendes, embryonales Organ der Salpen, den sog. Eläoblast, so dass die Zurückführung des letzteren auf den umgewandelten Schwanz der Ascidienlarven, welche Salensky versucht hat, hierdurch einigermaassen wahrscheinlich wird (vgl. unten pag. 1347).

Es muss erwähnt werden, dass die erste Ammengeneration von Doliolum in späterer Zeit, wie Fol zuerst hervorgehoben hat, einer merkwürdigen Metamorphose unterliegt, indem die Kieme, der Endostyl und der gesammte Darmkanal vollkommen rückgebildet werden, während

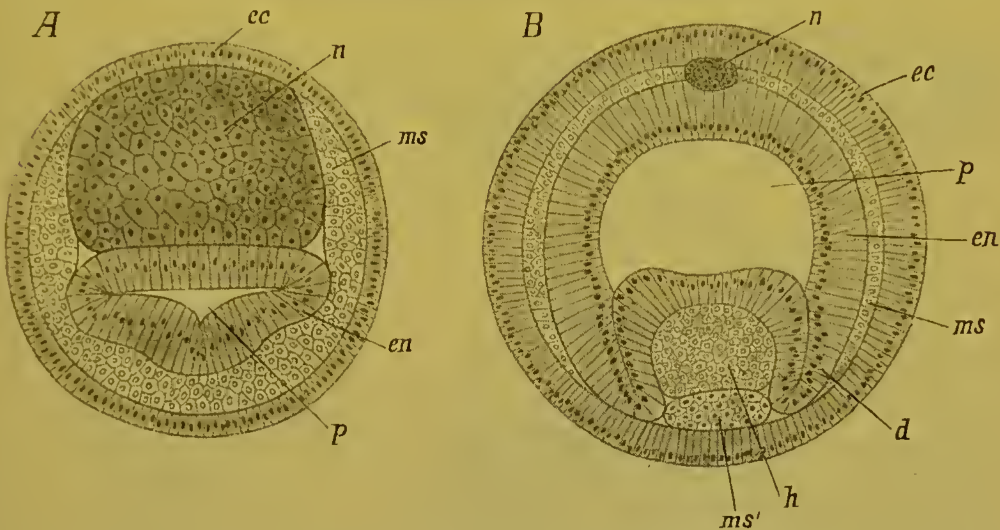


Fig. 769. Querschnitte durch zwei Entwicklungsstadien von Doliolum (nach Uljanin).

A Querschnitt durch den vorderen Körperabschnitt eines etwas älteren Stadiums als Fig. 766 *A*.

B Querschnitt durch ein älteres Stadium.

d paarige Divertikel der Pharynxhöhle, welche an der Bildung des Ventralstolo participiren, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *h* Herz- und Pericardiumanlage, *ms* Mesoderm, *ms'* Mesoderm des Ventralstolo, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Pharynxraum.

die Muskelreifen sich ansehnlich vergrössern und dementsprechend auch das Nervensystem sich mächtiger entwickelt. Die Amme dient dann ausschliesslich, einer Schwimmglocke des Siphonophorenstockes vergleichbar, der locomotorischen Function, während die Ernährung und Respiration des gesammten Stockes von den Lateralsprossen besorgt wird (Fol).

4. Pyrosomen.

Die Entwicklung der Pyrosomen aus dem Ei schliesst sich in mancher Hinsicht an die der Salpen an. Wie dort, so verläuft auch hier die Embryonalentwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers und ist dementsprechend eine directe oder abgekürzte. Ja die Entwicklung

wird sogar, wie auch anfangs bei den Salpen, innerhalb des Eifollikels durchlaufen. Was die Pyrosomen besonders auszeichnet ist: 1. die grosse Menge des dem Ei beigegebenen Nahrungsdotters, welche zur Ausbildung einer discoidalen Furchung und zur Entwicklung einer Keimscheibe Anlass gibt, und 2. die frühzeitige ungeschlechtliche Vermehrung des Embryos. Das aus dem Embryo sich entwickelnde Primärindividuum des Pyrosomenstockes, welches man mit Huxley als Cyathozooid bezeichnet, schnürt bereits in frühen Embryonalstadien durch eine Art Quertheilung vier weitere Individuen, die vier ersten Ascidiozooide der Colonie, ab (Fig. 780 und ff.).

Wir verdanken unsere Kenntniss der Embryonalentwicklung der Pyrosomen hauptsächlich den Mittheilungen Huxley's (No. 72), Kowalevsky's (No. 71) und Salensky's (No. 74).

Furchung und Keimblätterbildung.

Die Genitalanlage der durch Knospung entstandenen Ascidiozooide bringt (wie bei den Salpen) in jedem Individuum ein einziges Ei zur Reife. Das übrige Zellmaterial des sog. Genitalstrangs ordnet sich theils um das Ei zur Bildung eines Eifollikels, theils wird es zur Anlage des

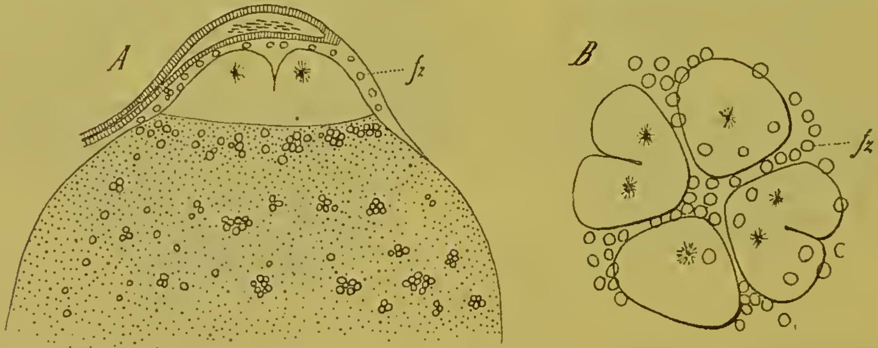


Fig. 770. *A* Seitenansicht des Eies von Pyrosoma im Stadium der Zweitheilung.
B Ansicht des Pyrosomakeimes im sechszelligen Stadium, von oben (nach Kowalevsky).
fz innere Follikelzellen.

Hodens und des als Auswuchs des Follikels sich darstellenden Oviductes aufgebraucht. Das Ei wächst durch Aufnahme von Nahrungsdottersubstanzen ausserordentlich an, so dass schliesslich der Bildungsdotter mit dem darin gelegenen Keimbläschen nur einen der umfangreichen Dotterkugel aufgelagerten Keimhügel (Fig. 770 *A*) darstellt. Nachdem der Oviduct seine Verbindung mit der Cloakenhöhle erreicht, dringen Spermatozoen in denselben ein und verweilen daselbst bis zur Zeit, in welcher das Ei zur Befruchtung reif geworden ist, während der Oviduct einer theilweisen Rückbildung unterliegt. Gleichzeitig vollzieht sich eine reichliche Einwanderung von Follikelzellen in den zwischen der Eioberfläche und dem Follikelepithel sich ausdehnenden Raum (Fig. 770 *A*, *fz*). Diese Zellen, welche Kowalevsky als innere Follikelzellen, und Salensky als Kalymmocyten bezeichnet hat und deren Abstammung aus dem Follikelepithel keinem Zweifel unterliegen kann, sind den Testazellen der Ascidien und den inneren Follikelzellen der Salpen (Gonoblasten Salensky's) durchaus homolog. Sie sollen auch hier nach Salensky, wie bei den

Salpen, eine gewisse Rolle bei dem Aufbau des Embryos spielen. Doch scheinen uns die diesbezüglichen Angaben noch einigermaassen zweifelhaft.

Ausserdem spaltet sich von der dem Oviduct zunächst gelegenen Parthie der Innenfläche des Follikels eine Epithellamelle (Fig. 771 *ds*) ab, welche die Keimscheibe wie ein Häubchen bedeckt und eine secundäre Keimhülle darstellt, die sich an der weiteren Entwicklung des Embryos nicht betheiligt. SALENSKY hat dieselbe als Deckschicht bezeichnet.

Die Furchung, welche uns zuerst durch KOWALEVSKY bekannt geworden ist, ist eine discoidale und erinnert an die der Teleostier. Die ersten Stadien scheinen ziemlich regelmässig zu verlaufen, indem durch successives Auftreten von Meridionalfurchen eine Zertheilung des Keimes in 2, 4 und 8 Blastomeren erfolgt (Fig. 770). Es scheint auf gelegentliche Unregelmässigkeiten zurückzuführen zu sein, wenn SALENSKY ein Stadium von 3, KOWALEVSKY ein solches von 6 Blastomeren (Fig. 770 *B*) beobachtete. Im Uebrigen sind wir über das Genauere des Furchungsablaufes noch durchaus nicht orientiert. Das Resultat der Furchung ist ein sog. Morulastadium (Fig. 771 *B*), in welchem der Keimhügel aus anscheinend unregelmässig geordneten, bereits in mehreren Schichten vorhandenen Blastomeren zusammengesetzt ist.

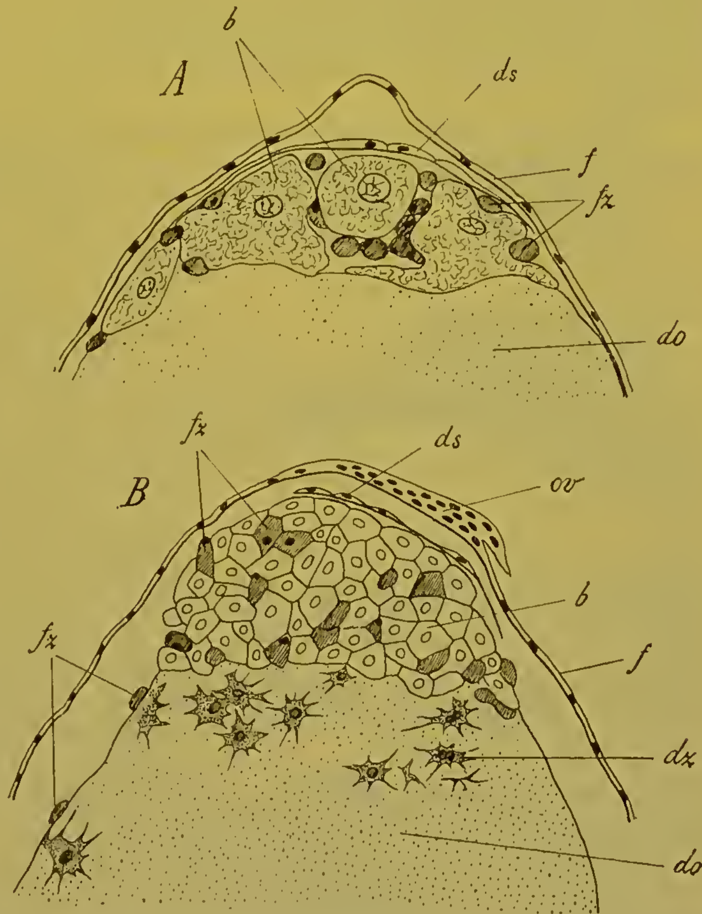


Fig. 771. Zwei Keimscheiben von Pyrosoma im Durchschnitt (schematisch nach SALENSKY).
A im Stadium der Achttheilung.
B älteres Stadium.
b Blastomeren, *do* Nahrungsdotter, *ds* Deckschicht, *dz* Dotterzellen, *f* Eifollikel, *fz* eingewanderte Follikelzellen, *ov* Oviduct.

Die in grosser Zahl vorhandenen inneren Follikelzellen (Kalymmocyten) wandern vermittelst amöboider Bewegungen in die zwischen den Blastomeren befindlichen Spalten (Fig. 771 *A*, *fz*), ja sie haben sogar die Fähigkeit, in die Zellsubstanz der letzteren selbst einzudringen. Dies scheint jedoch nur in den ersten Furchungsstadien vorzukommen und ohne weitere Bedeutung zu sein, da die Follikelzellen, wie es scheint, nicht innerhalb der Blasto-

meren verbleiben. Dagegen finden sich bei weiter fortschreitender Furchung zahlreiche innere Follikelzellen zwischen den Blastomeren zerstreut (Fig. 771 *B*, *fz*), und da die Grössenunterschiede beider Zellsorten mit der fortschreitenden Theilung der Blastomeren verschwinden und andererseits die ursprünglichen histologischen Charaktere der Follikelzellen bald nicht mehr zu erkennen sind, so ist es schliesslich nicht mehr möglich, die Follikelzellen von den eigentlichen Keimzellen oder Blastomeren zu unterscheiden. Aus diesem Grunde und da Salensky nicht im Stande war, Follikelzellen aufzufinden, welche Zeichen eines beginnenden Zerfalles hätten erkennen lassen, ist er der Ansicht, dass sich die inneren Follikelzellen mit an dem Aufbaue des Embryos betheiligen, wie er denn auch für die Salpen einer ähnlichen Anschauung huldigt (vgl. unten pag. 1338). Wir möchten es für wahrscheinlicher halten, dass der Embryo hier wie bei den Salpen, ein alleiniges Product der Blastomeren darstellt, und dass die zwischen die Blastomeren gerathenen Follikelzellen doch einem schliesslichen Zerfalle unterliegen.

Wir haben noch Zellen zu erwähnen, welche in den späteren Furchungsstadien sich im Dotter und zwar nahe jener Stelle, an welcher die Keimscheibe dem Dotter aufliegt, oft in reichlicher Menge vorfinden, und welche wir als Dotterzellen (Fig. 771 *dz*) bezeichnen wollen. Salensky, welcher diese Zellen auf in den Dotter eingewanderte Follikelzellen zurückführt, bezeichnet sie als Dotterkalymmocyten. Da jedoch, wie wir weiter unten (pag. 1316) sehen werden, diese Dotterzellen an dem Aufbaue des Darmdrüsenblattes Theil nehmen, so sind wir geneigt, sie als in den Dotter eingewanderte Blastomeren, welche dem Entodermantheil der Keimzellenmasse angehören, aufzufassen. Es wiederholen sich hier die gleichen Verhältnisse, wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere, bei denen auch den (als Entoderm aufzufassenden) Dotterzellen eine ähnliche Theilnahme an der Bildung des Darmdrüsenblattes zugeschrieben wird.

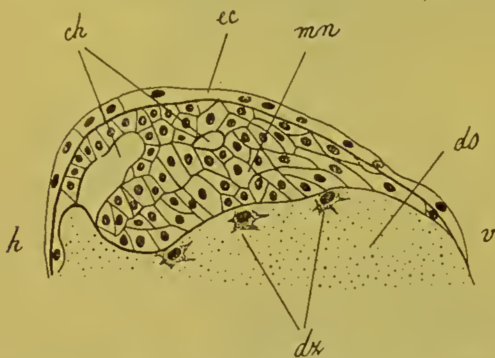


Fig. 772. Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pyrosoma (nach Salensky).
ch Chordahöhle, *do* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *mn* Mesoentoderm, *h* hinten, *v* vorn.

Hinsichtlich der Keimblätterbildung der Pyrosomen sind wir ausschliesslich auf die Mittheilungen Salensky's angewiesen. Der Embryo stellt nach Beendigung der Furchung einen dem Dotter aufliegenden Hügel dar, welcher aus ganz gleichgestalteten, polygonalen, unregelmässig vertheilten Zellen zusammengesetzt ist. An diesem Hügel macht sich bald die bilaterale Symmetrie dadurch kenntlich, dass die grösste Masse der Zellen sich in der hinteren Hälfte der Keimscheibe ansammelt, so dass der Keimhügel nach hinten steiler abfällt, als nach vorne (Fig. 772). Die Sonderung der Keimblätter soll in diesem Hügel nach Salensky durch Delamination zu Stande kommen, indem zunächst die oberflächlichste Zellschicht (*ec*) sich zu einem Epithel (Ectoderm) anordnet, dann in der übrig bleibenden Masse (Entomesoderm) sich eine ähnliche Umwandlung in der untersten, dem Dotter anliegenden Zellschichte geltend macht, welche sich hierdurch als Darmdrüsenblatt (Entoderm) sondert.

Zwischen Ectoderm und Entoderm breitet sich das Mesoderm aus, welches in der hinteren Hälfte der Keimscheibe mächtig entwickelt ist, während es im vorderen Abschnitte derselben fehlt oder nur durch einzelne Zellen vertreten erscheint (vgl. Fig. 773 *A* und *B*).

Mit Rücksicht auf die Processe der Keimblätterbildung an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere ist vielleicht die Vermuthung gestattet, dass auch bei den Pyrosomen die Sonderung der Keimblätter nicht einer eigentlichen Delamination, sondern einer Einstülpung oder Einfaltung des hinteren Keimscheibenrandes, wie z. B. bei den Selachiern zuzuschreiben ist.

Gleichzeitig mit der Sonderung der Keimblätter treten nach SALENSKY im Innern des Mesoderms drei Systeme von Hohlräumen auf, welche mit gewissen an der unteren (entodermalen) Fläche der Keimscheibe entstehenden Einstülpungen in Verbindung stehen. Eine dieser Einstülpungen ist ziemlich umfangreich und befindet sich nahe dem hinteren Rande der Keimscheibe (Fig. 772 *ch*). Sie steht mit einem in der Medianlinie der Keimscheibe nach vorne ziehenden Hohlraumsystem in Verbindung. Die beiden anderen (paarigen) Einstülpungen (Fig. 773 *A*, *c*) sind seitlich und etwas vor der ersterwähnten gelagert und communiciren wahrscheinlich mit den lateralen Hohlraumsystemen. Diese werden von SALENSKY als die Anlagen der Cölomsäcke gedeutet, während das axiale Hohlraumsystem als Aequivalent der Chorda betrachtet wird. Was den eigentlichen Bau dieser Systeme anbetrifft, so blieb SALENSKY darüber im Unklaren, ob es sich hier um in Reihen angeordnete, aber von einander getrennte Lückenräume oder um continuirliche, etwas geschlängelte, längs verlaufende Kanäle handle.

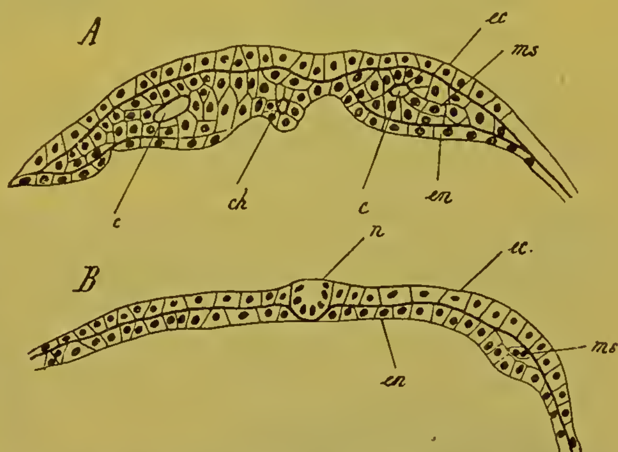


Fig. 773. Zwei Querschnitte durch eine junge Keimscheibe von Pyrosoma (nach SALENSKY).
A Querschnitt durch die hintere, *B* durch die vordere Region.
c Cölom, *ch* Chordahöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesoderm, *n* Nervensystem.

Entwicklung des Cyathozooids.

Die nächsten an der Keimscheibe bemerkbaren Veränderungen bestehen in dem Auftreten der Anlage des Nervensystems des Cyathozooids und in der Entwicklung der Peribranchialröhren. Das Nervensystem entsteht in der Form einer im vorderen Theile der Keimscheibe gelegenen Ectodermverdickung (Fig. 774 *n*), welche später sich rinnenförmig einkrümmt und auf diese Weise die blasenförmige Anlage des Ganglions zur Ausbildung bringt. Jener vordere Theil der Keimscheibe erweist sich auf Querschnitten (Fig. 773 *B*) zweischichtig, indem das Mesoderm in der Keimscheibe nicht so weit nach vorne reicht. Die beiden Peribranchialröhren treten als taschenförmige (Fig. 774 *A*, *p*), von vorne nach hinten gerichtete Ectodermeinstülpungen auf, welche bald in die Länge wachsen (Fig. 774 *B*) und an ihrem vordersten Ende die ursprüngliche

Einstülpungsöffnung (*o*) erkennen lassen. Jene vordersten Enden mit ihren Oeffnungen sollten sich nach KOWALEVSKY vor der Nervensystemanlage (*n*) mit einander vereinigen und auf diese Weise die Cloaken-

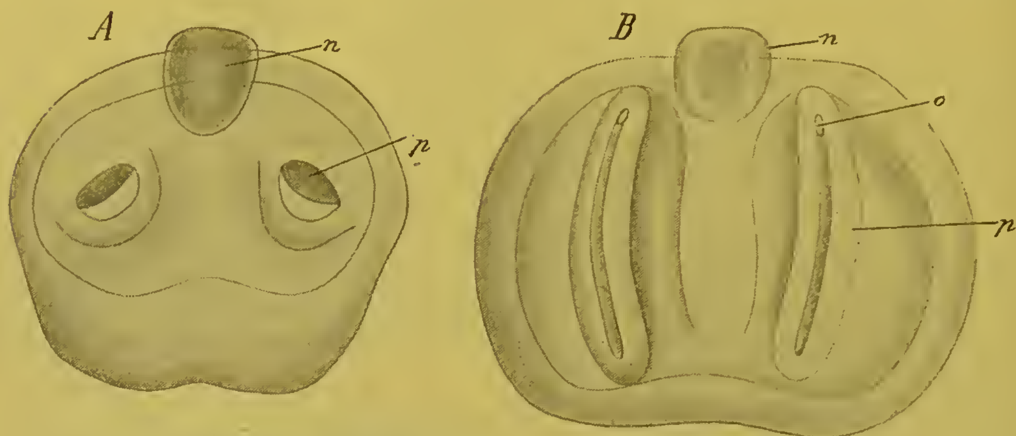


Fig. 774. Zwei Keimscheiben von Pyrosoma (nach KOWALEVSKY).
n Anlage des Nervensystems, *o* Mündung der Peribranchialröhren, *p* Peribranchialröhren.

öffnung (Fig. 776 *cl*) des Cyathozooids entstehen lassen. Nach SALENSKY dagegen ist die letztere das Product einer selbstständigen unpaaren Ectodermeinstülpung, an welche sich die Peribranchialröhren mit ihren vordersten Enden anlegen. Die Mündung der Peribranchialröhren soll sich nach SALENSKY schon vor der Entstehung der Cloake verschliessen.

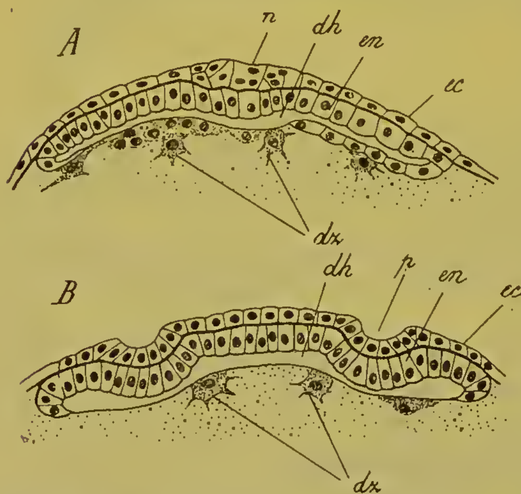


Fig. 775. Zwei Querschnitte durch die Keimscheibe von Pyrosoma im Stadium der Fig. 774 *A* (nach SALENSKY).
A Querschnitt durch den vorderen Theil mit der Anlage des Nervensystems.
B Querschnitt durch die mittlere Parthie mit den Peribranchialsäcken.
dh Darmhöhle, *dz* Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Einstülpungen der Peribranchialröhren.

Die Keimscheibe hat sich inzwischen von ihrer Unterlage (der Oberfläche des Nahrungsdotters) in der Mitte etwas abgehoben (Fig. 775). Der so entstandene Hohlraum ist die **Darmhöhle**, welche ursprünglich nur an ihrer oberen Fläche von Entoderm (*en*) bedeckt erscheint. Erst in späteren Stadien umwächst das Entoderm die Darmhöhle völlig, indem seine seitlichen Ränder sich nach unten umschlagen und gegen einander wachsen (KOWALEVSKY). Nach SALENSKY sollen sich an diesem ventralen Verschluss der Darmanlage auch die Dotterzellen (Fig. 775 *dz*) betheiligen, indem sie an die Oberfläche des Nahrungsdotters treten und sich zu Epithelzellen des Entoderms umwandeln (vgl. oben pag. 1314). Während auf diese Weise die Darmanlage zu einem allseitig geschlossenen Rohre (Fig. 777)

umgebildet wird, macht sich in der hinteren Hälfte ihrer oberen Wand eine mediane Einfaltung, die Anlage des Endostyls (*es*) bemerkbar.

Von Wichtigkeit sind die Umwandlungen, denen die paarigen Cölomsäcke, deren Lumina in dem hinteren Abschnitte in Communication getreten waren, im Verlaufe der weiteren Entwicklung der Keimscheibe unterliegen. Von diesen beiden Cölomsäcken erhält sich blos der rechte (Fig. 778 *rc*), während der linke[1]) einem Auflösungsprocess (Fig. 778 *A—C*) anheimfällt, indem sein Lumen sich verkleinert und die Zellen seiner Wand den epithelialen Zusammenhang verlieren, so dass schliesslich eine Masse unregelmässig geordneter Zellen resultirt, welche an der Bildung des in der primären Leibeshöhle sich ausbildenden Mesenchyms participiren. Einer ähnlichen Auflösung fällt auch der mediane, als Aequivalent der Chorda gedeutete Strang anheim, welcher von SALENSKY nach Untergang des in demselben erkennbaren Lumens als axialer Mesodermstrang bezeichnet wird, jedoch bald seine Selbstständigkeit verliert. Aus dem rechten Cölomsacke dagegen geht die Pericardialanlage (Fig. 778 *C*, 776, 777 *pc*) der Keimscheibe hervor. Derselbe wird bald keulenförmig, indem eine erweiterte, vordere, sackförmige Parthie sich zu dem Pericardialsäckchen des Cyathozooids umgestaltet, während das von demselben nach hinten ziehende Rohr sich nicht weiter entwickelt, sondern

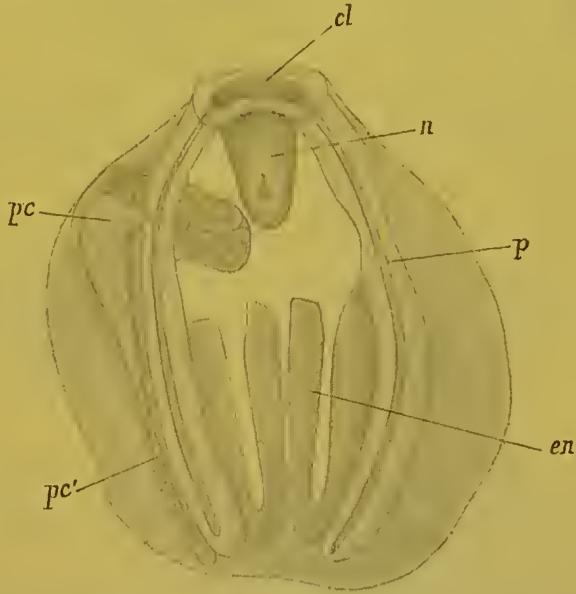


Fig. 776. Keimscheibe von Pyrosoma mit ausgebildeter Cloake (nach KOWALEVSKY).
cl Cloake, *en* Endostylfalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *pc'* dessen hintere röhrenförmige Fortsetzung.

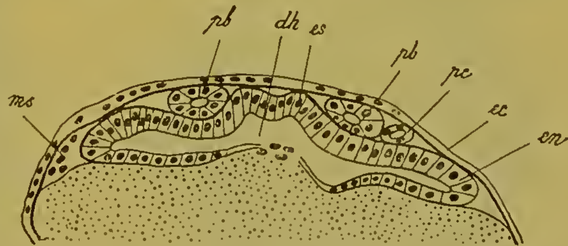


Fig. 777. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt einer Keimscheibe vom Stadium der Fig. 776 (nach SALENSKY).
dh Darmhöhle, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *es* Endostylanlage, *ms* Mesoderm, *pb* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialrohr.

---

[1]) Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ beziehen sich auf die definitive Anordnung der Organe im ausgebildeten Cyathozooide, bei welchem die Cloakenöffnung das hintere Körperende bezeichnet. Da wir die Keimscheibe so orientiren, dass die Cloakenöffnung dem vorderen Keimscheibenrande entspricht, so erscheint die Lagebeziehung der rechts und links gelegenen Organe umgekehrt. Diese Orientirung der Keimscheibe ist jedoch ganz willkürlich gewählt (vgl. unten pag. 1325). Wir haben dieselbe nach dem Vorgange der Autoren beibehalten, weil die entgegengesetzte Orientirung auch zu gewissen Schwierigkeiten der Darstellung (besonders für die Entwicklung der Ascidiozooide) führen würde.

bald sein Lumen verliert, worauf der Zusammenhang der Zellen gelockert wird. Es scheint, dass diese Elemente sich dann dem Mesenchym beimischen und zur Bildung des Mesoderms der Ascidiozooide beitragen. An dem Pericardialsack des Cyathozooids erkennt man bald, dass die der Darmwand anliegende Fläche sich verdickt, worauf sich dieser

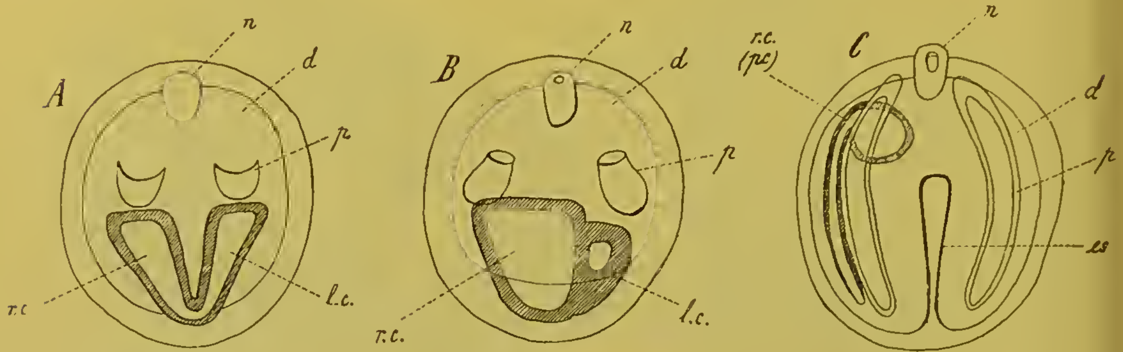


Fig. 778. Drei Keimscheiben von Pyrosoma, schematisch (nach SALENSKY *d* Darmhöhle, *es* Endostyl, *l.c.* linker Cölomsack, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsack = *r.c.* rechter Cölomsack.

Theil der Wand des Pericardialsackes in das Innere desselben einstülpt. Diese Einstülpung stellt die Anlage des eigentlichen Herzens dar.

Die Keimscheibe erscheint von einer halbkreisförmigen, auf der Oberfläche des Dotters gelegenen Zellenzone (Fig. 779 *z*) umgeben, welche nach KOWALEVSKY aus eingewanderten sog. inneren Follikelzellen (Kalymmocyten) bestehen soll, während nach SALENSKY an der Bildung

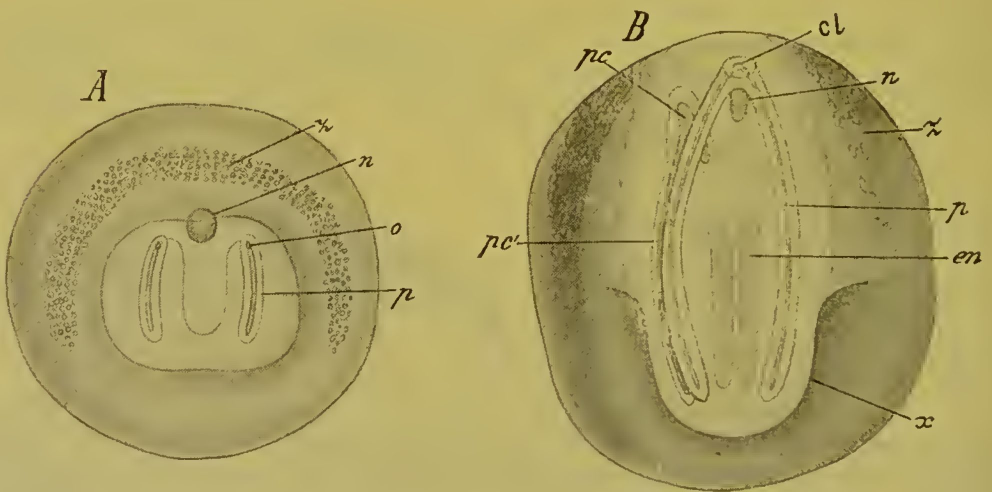


Fig. 779. Zwei Embryonen von Pyrosoma (nach KOWALEVSKY). *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *en* Endostylfalten, *n* Nervensystem, *o* Mündung der Peribranchialröhren, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *pc'* hintere röhrenförmige Fortsetzung des Pericardialsäckchens, *x* hinterer, von der Eioberfläche abgehobener Theil der Keimscheibe (Anlage des Stolos), *z* Zellenzone.

dieser Zone auch Elemente des Mesoderms (dem aufgelösten, linken Cölomsacke entprechend) in starkem Maasse betheiligt sind. Wenn in späteren Stadien die Dotteroberfläche von der sich immer mehr aus-

breitenden Keimscheibe überwachsen wird, gelangt auch diese Zellenzone unter das Ectoderm der Keimscheibe, also in die primäre Leibeshöhle des Cyathozooids (Fig. 780 *B*, *z*). Sie zerfällt dann bald in einzelne Zelleninseln (Fig. 781 *z*), welche noch lange auf der Oberfläche des Nahrungsdotters erkennbar sind. Während KOWALEVSKY glaubte, dass die Elemente dieser Zellenzone an dem Aufbaue des Embryos keinen weiteren Antheil nehmen und höchstens zu Blutkörperchen umgebildet werden, schreibt SALENSKY gerade dieser Zellenzone eine sehr wichtige Rolle bei der Entwicklung des Mesoderms der Ascidiozooide zu (vgl. hierüber unten pag. 1329).

Ausbildung der primären tetrazoiden Colonie.

Indem der Rand der Keimscheibe sich immer mehr und mehr ausbreitet, umwächst derselbe die Dotterkugel (Fig. 780 *B*, 781), welche ursprünglich blos von dem Follikelepithel bedeckt war. Der Nahrungs-

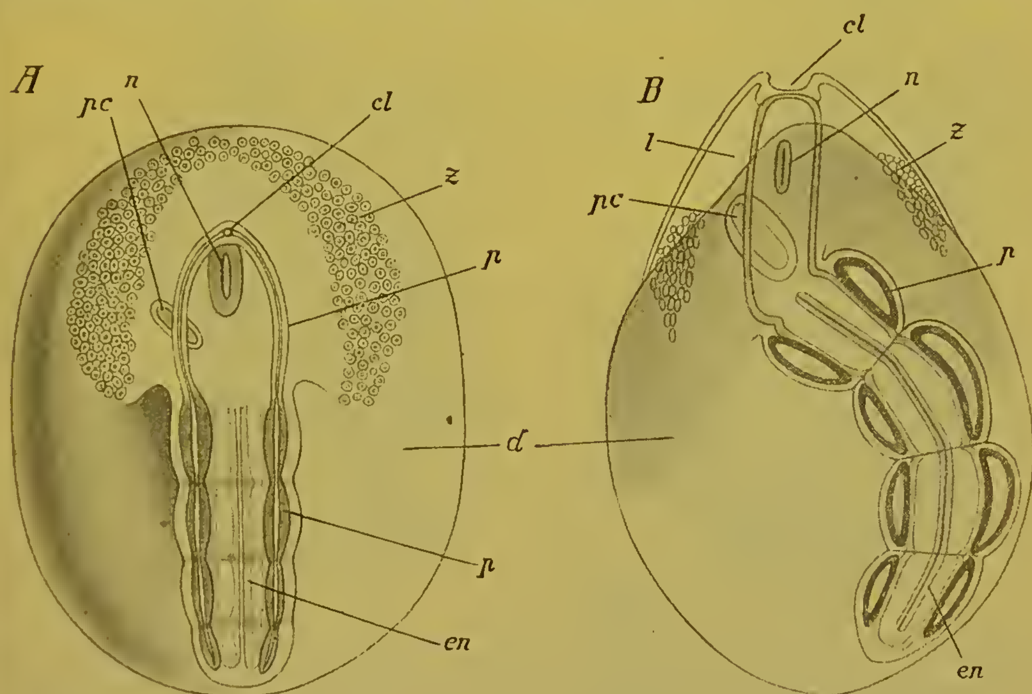


Fig. 780. Zwei Entwicklungsstadien des Pyrosoma-Embryos (nach KOWALEVSKY, etwas verändert).

A mit gerade gestrecktem Stolo.

B mit gekrümmtem Stolo. Das Cyathozooid beginnt sich von der Oberfläche des Nahrungsdotters *d* abzuheben.

cl Cloakenöffnung, *d* Nahrungsdotter, *en* Endostylanlage, *l* Leibeshöhle des Cyathozooids, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen des Cyathozooids, *z* Zellenzone.

dotter gelangt auf diese Weise in das Innere (die primäre Leibeshöhle) des Cyathozooids. An dieser Umwachsung nimmt jedoch der hintere Abschnitt (Fig. 779 *B*, *x*) der sich in die Länge streckenden Keimscheibe nicht Theil. Derselbe stülpt sich bald in der Form einer Aussackung nach aussen vor und wächst zu einem gestreckten, sackförmigen Anhange (Fig. 780) aus, welcher, indem er sich durch Querfurchen (einer Bandwurmstrobila vergleichbar) in vier Abschnitte theilt, die Anlagen der vier ersten Ascidiozooide darstellt. Diese Ascidiozooidenkette, welche man

auch als Stolo bezeichnet, und welche dem Ventralstolo von Doliolum und dem Salpenstolo offenbar homolog ist, liegt ursprünglich gestreckt, der Hauptaxe des Cyathozooids parallel (Fig. 780 *A*). Später jedoch krümmt sie sich (Fig. 780 *B*) bei fortschreitendem Längenwachsthum ein und lagert sich schliesslich äquatorial (Fig. 781, 782, 783), so dass die Ascidiozooide einen Ring bilden, welcher das sich allmählich verkleinernde Cyathozooid umgibt. Hierbei ändern aber auch die einzelnen Ascidiozooide ihre Lage. Während dieselben ursprünglich mit ihrer Längsaxe die Richtung des Gesammtstolos beibehielten (Fig. 781), haben sie in späteren Stadien die Tendenz, ihre Längsaxe der Hauptaxe des Cyathozooids parallel zu stellen (Fig. 783). Der Stolo gewinnt dann, als Ganzes betrachtet, einen zickzackförmigen Verlauf, indem die dünn ausgezogenen Verbindungsbrücken (Fig. 783 *s*, *s'*) zwischen je zwei auf

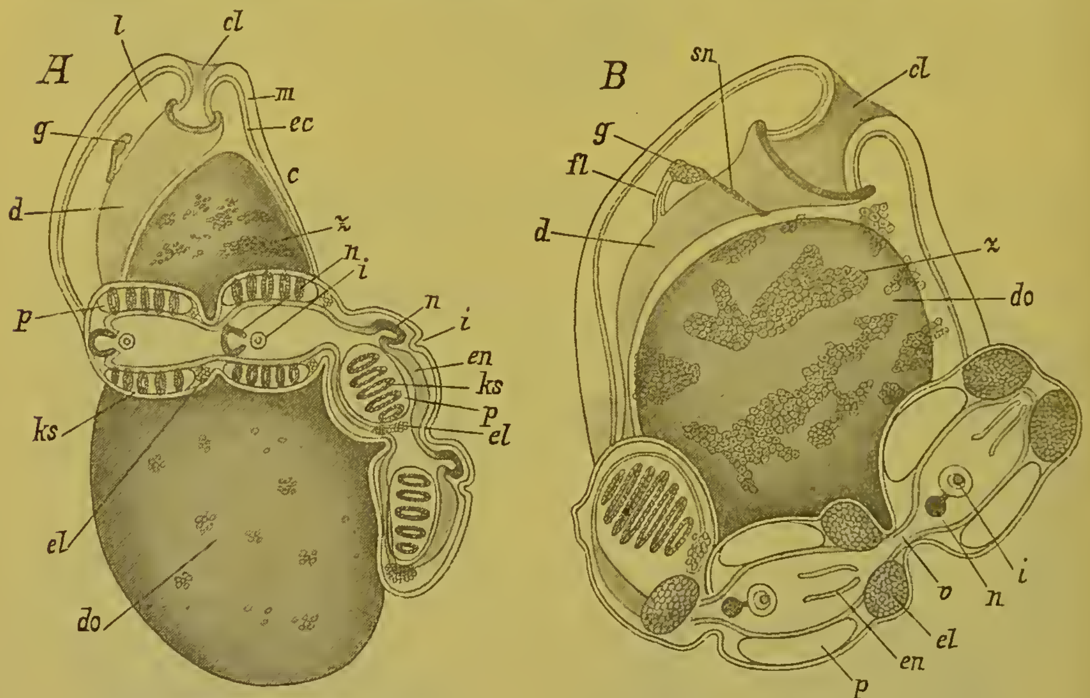


Fig. 781. Zwei Entwicklungsstadien der Colonie von Pyrosoma (nach KOWALEVSKY).

A Die Nahrungsdottermasse (*do*) ist zum Theil von dem Cyathozooid *c* umwachsen.

B Die Nahrungsdottermasse (*do*) ist vollständig in die Leibeshöhle des Cyathozooids aufgenommen.

c Cyathozooid, *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* Darmkanal des Cyathozooids, *do* Nahrungsdotter, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Endostyl der Ascidiozooide, *fl* Flimmergrube, *g* Centralnervensystem des Cyathozooids, *i* Ingestionsöffnung der Ascidiozooide, *ks* Kiemenspalten, *l* Leibeshöhle des Cyathozooids, *m* Cellulosemantel, *n* Nervensystem der Ascidiozooide, *p* Peribranchialhöhle, *sn* Seitennerven; *v* entodermaler Verbindungskanal zwischen zwei benachbarten Ascidiozooiden, *z* Reste der Zellenzone.

einander folgenden Ascidiozooiden in der Art schräg gerichtet erscheinen, dass sie von dem hinteren Ende des vorhergehenden zu dem vorderen Ende des nachfolgenden Ascidiozooids aufsteigen.

Während die vier Ascidiozooide sich immer mehr vergrössern und den Bau der ausgebildeten Pyrosomenindividuen gewinnen (Fig. 781—783), wird das in der Mitte zwischen den Ascidiozooiden liegende Cyathozooid (*c* in Fig. 783) allmählich zurückgebildet. Jetzt erst (Fig. 783 *B*) wird die von einem mächtigen gemeinsamen Cellulosemantel umhüllte Colonie

geboren. Sie rückt aus dem Brutsacke in die Cloake und von hier nach aussen. Die jüngsten freien Pyrosomencolonien werden nur in beträchtlichen Meerestiefen vorgefunden (CHUN). Erst ältere, grössere Pyrosomenstöcke trifft man an der Oberfläche.

Die Anlage der Ascidiozooidenkette besteht ursprünglich blos aus der directen Fortsetzung der Organanlagen des Cyathozooids (Fig. 779 *B*, 780). Das Ectoderm der Ascidiozooidenkette ist mit dem Ectoderm der Keimscheibe continuirlich zusammenhängend. Der Darm des Cyathozooids setzt sich in die Darmanlage der Ascidiozooide fort und ebenso entsteht die Endostylfalte der Ascidiozooide direct aus der Anlage der Endostylfalte der Keimscheibe (Fig. 779, 780 *en*). In gleicher Weise setzen sich zu beiden Seiten des Darms die Peribranchialröhren (*p*) und an der rechten Körperseite das Pericardialrohr (Fig. 779 *pc*) direct aus dem Cyathozooid in die Ascidiozooidenkette fort. Dagegen legt sich nach SALENSKY das Centralnervensystem der einzelnen Ascidiozooide selbstständig an. Es wird unsere weitere Aufgabe sein, die Entwicklung des Cyathozooids und der Ascidiozooide gesondert zu betrachten.

Weitere Ausbildung des Cyathozooids.

Das Cyathozooid weist einen ziemlich einfachen Bau auf. Ein Körperpol ist durch das Vorhandensein einer Ectodermeinstülpung, der Cloakeneinstülpung (Fig. 780 *B*, 781 *cl*) gekennzeichnet, welche das vorderste Ende der Keimscheibe (Fig. 776, *cl*) einnimmt und über deren Entstehung wir oben (pag. 1316) berichtet haben. Die Cloakeneinstülpung steht ursprünglich in Communication mit den Peribranchialröhren (Fig. 776, 779 *B*, 780 *A*, *p*). Sehr bald jedoch wird jener Theil der Peribranchialröhren, welcher im Cyathozooid gelegen ist, rückgebildet und verschwindet vollständig (Fig. 780 *B*). Dagegen gewinnt die Cloakeneinstülpung, an welcher man später einen engeren, dickwandigeren Vorraum und einen dünnwandigeren Theil, die eigentliche Cloakenhöhle, unterscheiden kann, eine Verbindung mit dem Darmkanal des Cyathozooids, indem die beide Höhlen von einander trennende Lamelle (vgl. Fig. 781) durchbrochen wird. Der Darmkanal (Fig. 781 *d*) des Cyathozooids stellt einen einfachen, dünnwandigen, nach hinten trichterförmig verenger-

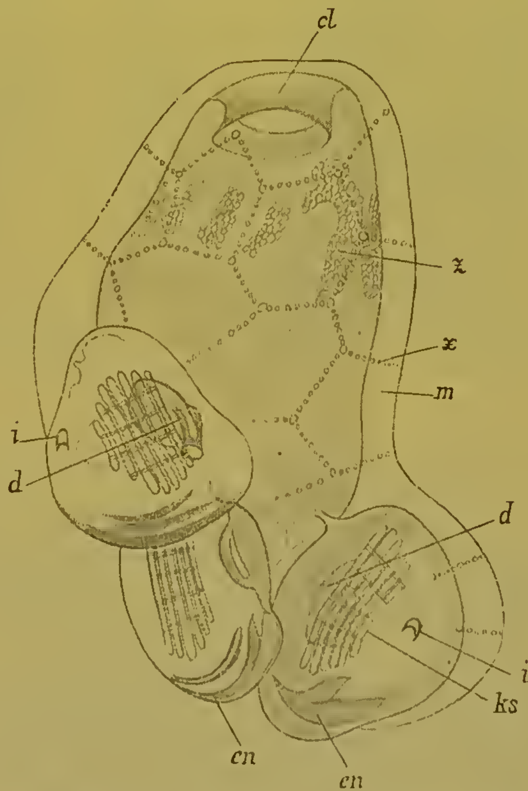


Fig. 782. Späteres Entwicklungsstadium der tetrazoiden Colonie von Pyrosoma (nach SALENSKY). Der Nahrungsdotter ist zum grössten Theile resorbirt. Die Ascidiozooide werden von dem Cellulosemantel des Cyathozooids umwachsen.

cl Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* Darmkanal, *cn* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Mantel, *x* Zellenlamellen des Cellulosemantels, *z* Reste der Zellenzone.

ten Sack dar, welcher entsprechend der gekrümmten Lage des Stolo in den späteren Stadien auch eine etwas gekrümmte Form annimmt. Sein hinteres, verschmälertes Ende geht in die Darmanlage der Ascidiozooide über. Von Endostylfalten ist an dem Darm des Cyathozooids nichts zu bemerken, da jener Theil des Darms, an welchem in der Keimscheibe Endostylfalten (Fig. 776 *en*) angelegt wurden, zur Bildung der Ascidiozooide (Fig. 780 *en*) verwendet wurde.

Die Anlage des Nervensystems des Cyathozooids, welche aus einer dicht hinter der Cloakenanlage nahe dem vorderen Keimscheibenrande gelegenen Ectodermeinstülpung (Fig. 776 *n*) hervorgegangen ist, stellt ursprünglich eine längliche, überall geschlossene Blase dar, welche bei der ebenerwähnten Abweichung des Darmkanals, die als Folge der Krümmung des Stolos auftritt, ebenfalls aus ihrer ursprünglichen Lage

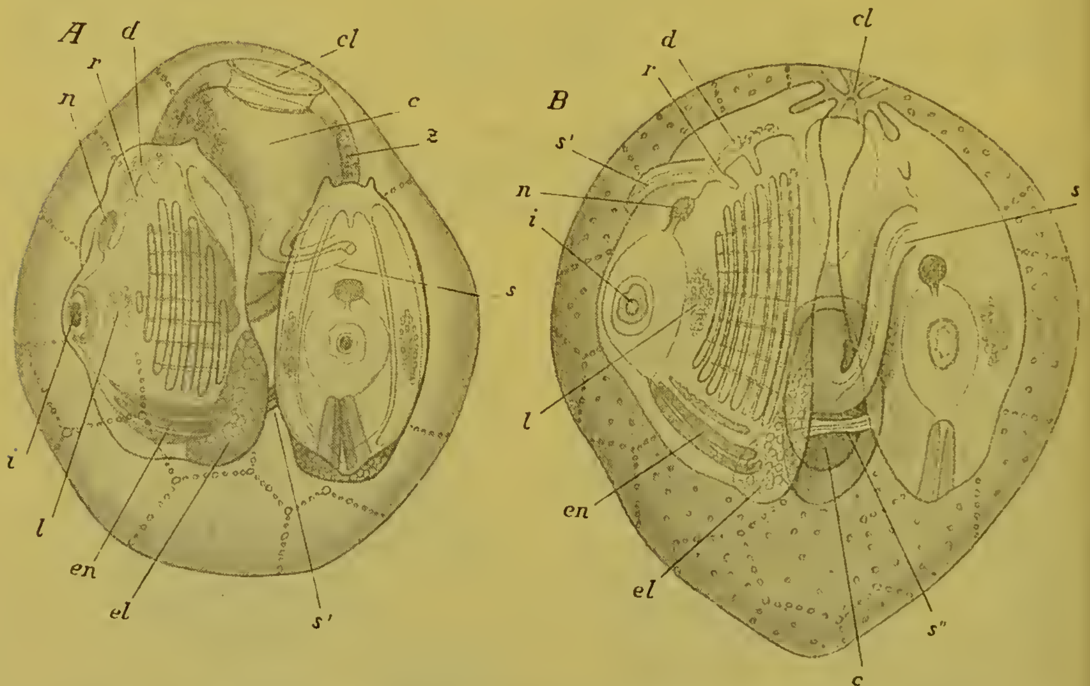


Fig. 783. Zwei spätere Entwicklungsstadien der tetrazoiden Colonie von Pyrosoma (nach KOWALEVSKY).

c Cyathozooid, *cl* Cloakenöffnung des Cyathozooids, *d* dorsaler sog. länglicher Zellenhaufen, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *l* linsenförmiger Zellenhaufen, *n* Centralnervensystem, *r* Rückenzapfen, *s* Verbindungsstrang zwischen dem Cyathozooid und dem ersten Ascidiozooid, *s'* und *s''* Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Ascidiozooiden, *z* Reste der Zellenzone.

verschoben wird. Das hintere Ende der Nervenblase tritt nun mit der Darmhöhle in offene Verbindung (Fig. 781 *B*, *g*, 784). Dies ist die Anlage der sog. Flimmergrube (*fl*). Der vordere Theil der Nervenblase trennt sich nun durch eine Furche von jenem Abschnitt, welcher zur Bildung der Flimmergrube aufgebraucht wurde, und wandelt sich, indem er anschwillt, in die Ganglienanlage (*g*) um. Dieser Theil entsendet zwei seitliche Fortsätze, die Anlage der sog. Seitennerven (*sn*), welche das Darmrohr (*d*) seitlich umgreifen und an der unteren Wand der Cloakeneinstülpung endigen. Im Inneren der Ganglienanlage des Cyathozooids kommt es niemals zur Ausbildung von Punktsubstanz.

Ueber die Entwicklung des Herzens (Fig. 780 *pc*) haben wir bereits oben gesprochen.

Das Ectoderm des Cyathozooids liefert den Cellulosemantel der jungen tetrazoiden Colonie. Die Abscheidung des Cellulosemantels beginnt bereits in jenen Stadien, in welchen die Dotterkugel noch nicht vollständig von dem Cyathozooid umwachsen ist (Fig. 781 *A*, *m*). Man kann dann an dem Vorhandensein des Cellulosemantels die Ausbreitung des Cyathozooids erkennen. Später wächst der Cellulosemantel mächtig an, und es werden in denselben durch Umwachsung die vier primären Ascidiozooide aufgenommen (Fig. 782, 783). Das Ectoderm der letzteren soll nach Salensky an der Bildung des Cellulosemantels der jungen Colonie sich nicht betheiligen. Derselbe soll ausschliesslich von dem Cyathozooid geliefert werden. Der Process, durch welchen die Abscheidung des Cellulosemantels sich vollzieht, stimmt ziemlich mit den neuerdings von Kowalevsky für Ascidien gemachten Angaben (vgl. oben pag. 1284) überein. Zunächst treten nach Salensky einzelne Mesodermzellen (Mesenchymzellen), indem sie durch das Ectoderm hindurchwandern, an die äussere Oberfläche der Ectodermschicht (Fig. 785 *ms*). Diese Mesodermzellen sind die später im Cellulosemantel befindlichen Zellen. Die nun erfolgende Abscheidung der Celluloseschicht geht von den Ectodermzellen (*ec*) aus. Dabei entsendet jede Ectodermzelle nach aussen einen senkrechten, plattenförmigen Fortsatz, so dass die abgeschiedene Celluloseschicht durch diese Fortsätze in einzelne Prismen zertheilt erscheint. Gleichzeitig ordnen sich die Mantelzellen (ausgewanderten Mesodermzellen) in einer für Pyrosoma charakteristischen Weise an. Sie ordnen sich in Reihen, welche sich derartig unter einander verbinden, dass dadurch das Bild einer sechseckigen Felderung (Fig. 782, 783 und 785 *ms'*) erzeugt wird. In späteren Stadien werden die Fortsätze der Ectodermzellen, welche die Cellulosesubstanz durchsetzen, wieder eingezogen. Die sechseckige Felderung, welche durch die Anordnung der Mesodermzellen erzeugt ist, ist jedoch noch lange erkennbar.

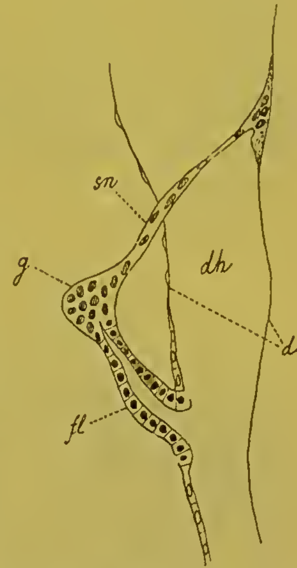


Fig. 784. Späteres Entwicklungsstadium des Centralnervensystems des Cyathozooids (nach Salensky), vgl. Fig. 781 *B*, *g*. *d* Darmwand, *dh* Darmhöhle, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *sn* Seitennerven.

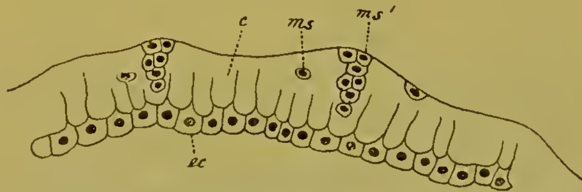


Fig. 785. Querschnitt durch den Cellulosemantel des Cyathozooids im Stadium der Fig. 782 (nach Salensky).
c Cellulosesubstanz, *ec* Ectoderm, *ms* Mesenchymzellen, *ms'* senkrechter Schnitt durch die Scheidewände aus Mesenchymzellen.

Nach Salensky soll das Ectoderm des Cyathozooids auch die Fähigkeit besitzen, Cellulosesubstanz an seiner Innenfläche zur Abscheidung zu bringen, so dass ein Theil der primären Leibeshöhle von einem Mesenchym erfüllt wird, dessen Grundsubstanz Cellulose sein soll. Durch

die Ausbildung dieser Zwischenschicht wird der Darmkanal von dem Ectoderm des Cyathozooids beträchtlich entfernt.

Der einfache Bau des Cyathozooids wird erklärlich, wenn wir bedenken, dass dasselbe die ausschliessliche Function hat, den Knospenstock der vier primären Ascidiozooide zur Entwicklung zu bringen. Sobald diese letzteren einen gewissen Grad ihrer Ausbildung erreicht haben, geht das Cyathozooid seiner allmählichen Rückbildung entgegen. Man kann es dann als einen im Centrum der jungen tetrazoiden Colonie gelegenen rundlichen Körper (Fig. 783 *c*) erkennen, welcher sich allmählich verkleinert. Seine Cloakenöffnung (*cl*) wird hierbei verschlossen, und schliesslich wird das Cyathozooid resorbirt und verschwindet spurlos. Kowalevsky war der Ansicht, dass die Cloakenhöhle des Cyathozooids als spätere gemeinsame Cloakenhöhle der Gesammtcolonie persistire. Dem widersprechen jedoch die eben angeführten Beobachtungen Salensky's. Man muss demnach annehmen, dass die gemeinsame Cloakenhöhle der Colonie eine später auftretende Einsenkung der äusseren Oberfläche des Cellulosemantels darstellt. Die letztere entbehrt daher eines besonderen, sie auskleidenden Epithels.

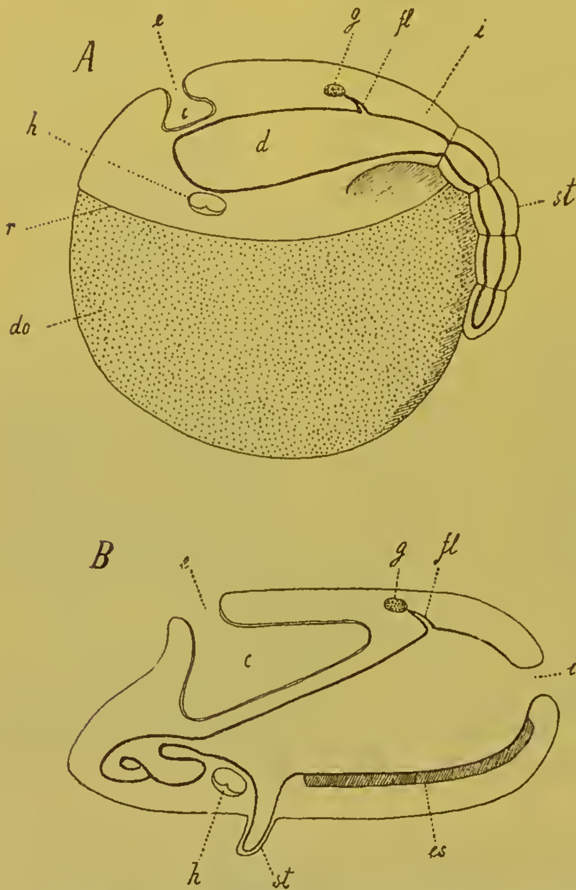


Fig. 786. *A* Schematische Darstellung eines Pyrosoma-Embryos im Stadium der Fig. 780 *A*.

B Schematischer Medianschnitt durch eine Salpe (Solitärform).

c Cloake, *d* Darmkanal des Cyathozooids, *do* Nahrungsdotter, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *fl* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Herz, *i* (in *B*) Ingestionsöffnung, in *A* die Stelle, an welcher dieselbe zu vermuthen wäre, *r* Umwachsungsrand der Keimscheibe, *st* Stolo prolifer.

Wir müssen noch in Kurzem andeuten, in welcher Weise man den Bau des Cyathozooids auf das Schema des Tunicatenkörpers überhaupt zurückzuführen hat (vgl. Fig. 786). Es wird hierbei zu erklären sein, warum wir in Uebereinstimmung mit Kowalevsky und Salensky jene eben erwähnte Ectodermeinstülpung des Cyathozooids als Cloakenhöhle (*c*) bezeichnen. Schon der Umstand, dass die Peribranchialröhren in diese Höhle einmünden, spricht für ihre Deutung als Cloake. Noch mehr wird dieselbe sicher gestellt, durch die relativen Lagebeziehungen des Nervensystems zu dieser Einstülpung. Würde dieselbe als Ingestionsöffnung zu deuten sein, so müsste die Flimmergrube (*fl*) des Centralnervensystems dieser Einstülpung zugewendet erscheinen. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die Flimmergrube entspricht dem von der Cloakenhöhle abgewendeten Theile des Centralnervensystems (*g*). Ein Vergleich der schematischen Darstellung der Lage-

beziehungen der wichtigsten Organe im Körper einer solitären Salpe (Fig. 786 *B*) mit dem schematischen Bilde des Cyathozooids (Fig. 786 *A*) lässt erkennen, dass die Ingestionsöffnung an dem Cyathozooide fehlt. Die Stelle, an welcher wir sie erwarten müssten, ist durch *i* bezeichnet. Man sieht, dass die ganze Körperstrecke, welche der Ingestionsöffnung und dem Endostyl entspricht, im Cyathozooide sehr verkürzt ist. Der im Verhältniss sehr mächtig entwickelte Stolo erscheint demzufolge nach vorne verschoben. Eine Betrachtung dieser Verhältnisse lässt uns auch erkennen, dass die Cloakeneinstülpung, welche ganz am vorderen Rande der Keimscheibe auftrat, eigentlich dem hintersten Körperende des Cyathozooids entspricht. Es geht hieraus hervor, dass die Bezeichnungen „vorn" und „hinten" an der Keimscheibe ganz willkürlich gewählt sind, und mit der definitiven Orientirung des Cyathozooids nichts zu thun haben.

Entwicklung der vier primären Ascidiozooide.

Die Ascidiozooidenkette enthält von dem Moment ihres Entstehens an in ihrem Inneren drei längsverlaufende, einander parallele Rohre (Fig. 780), von denen das mittlere, umfangreichere, das Darmrohr, die Darmanlage der hinter einander folgenden Individuen, darstellt, während die beiden seitlichen Rohre als Peribranchialröhren (*p*) bezeichnet werden. Diese Rohre sind ursprünglich nichts Anderes, als directe Fortsetzungen der entsprechenden Organe des Cyathozooids (vgl. Fig. 779 *B*). Wenn sich später die einzelnen Ascidiozooide durch Einschnürungen schärfer von einander trennen, so werden auch diese Organanlagen in Abschnitte zerlegt, welche den einzelnen Individuen entsprechen. Die Peribranchialröhren werden hierbei an den Grenzen der einzelnen Individuen vollständig durchgeschnürt (Fig. 780 *B*), so dass dann jedes Ascidiozooid ein Paar seitlich gelegener, rings geschlossener Säcke, die Peribranchialhöhlen (*p*), enthält. Der in dem Cyathozooid verbleibende Rest der Peribranchialhöhlen wird sodann, wie wir bereits oben (pag. 1321) erwähnten, vollständig rückgebildet. Im Bereich der Darmanlage dagegen geht die Durchschnürung an den Grenzen der Individuen anfangs noch nicht so weit. Es bleibt in den Verbindungssträngen zwischen den einzelnen Ascidiozooiden ein Kanal erhalten, welcher die Communication zwischen den einzelnen hinter einander folgenden Individuen herstellt (Fig. 781 *B*, *v*). Dieser Kanal geht erst bei der vollständigen Trennung der Ascidiozooide von einander, wenn dieselben ihre definitive Ausbildung erlangt haben, zu Grunde. Ein Rest desselben spielt jedoch bei der späteren Ausbildung weiterer Knospen eine grosse Rolle, indem er sich in den sog. Endostylfortsatz oder Entodermfortsatz des Knospenstockes umwandelt (Seeliger, vgl. hierüber unten pag. 1391).

An der primären Darmanlage des Cyathozooids war schon, bevor dasselbe sich zur Erzeugung der Ascidiozooidenkette anschickte, die Anlage der Endostylrinne (Fig. 776, 779 *en*) zu erkennen. Jener Abschnitt des Darmkanals des Cyathozooids, welcher durch das Vorhandensein der Endostylanlage ausgezeichnet war, war es eben, welcher sich, indem er sich verlängerte, in die gemeinsame Darmanlage der vier primären Ascidiozooide umwandelte. Es folgt hieraus, dass die Endostylanlage ursprünglich durch alle vier Ascidiozooide continuirlich hinzieht (Fig. 780 *en*). Später erhält sich jedoch von derselben in jedem Ascidiozooide nur der hintere Abschnitt (Fig. 781 *en*, 787 *es*), welcher sich in den definitiven Endostyl des Ascidiozooids umwandelt. Die

Endostylanlage zeigt sich an Querschnitten ursprünglich in der Gestalt einer breiten, in das Innere des Darmlumens vorspringenden Einfaltung (Fig. 790 *A*), deren seitliche Theile eine Epithelverdickung aufweisen. Diese lateralen Epithelverdickungen sind an den Oberflächenbildern als dunklere Streifen zu erkennen. Später erscheint diese mittlere Einbuchtung abgeflacht; es haben sich jedoch zu beiden Seiten paarige, nach Innen vorspringende Endostylfalten (Fig. 790 *B, es*) erhoben. Es ist noch nicht ganz klar, wie aus diesen lateralen Endostylfalten in Gemeinschaft mit der mittleren Parthie die definitive Endostylbildung erzeugt wird.

Vor dem vordersten Ende der Endostylanlage findet man an den sich entwickelnden Ascidiozooiden eine grübchenförmige Ectodermeinsenkung (Fig. 781, 787 *i*), die Anlage der Ingestionsöffnung. Der Raum vor dieser ist von der Anlage des Centralnervensystems eingenommen (Fig. 781, 787 *n*).

Die Seitenwände der Darmanlage des Ascidiozooids berühren sich mit den Peribranchialsäcken (Fig. 781 *p*). Hier kommen die Kiemenspalten (*ks*) zum Durchbruch (vgl. Fig. 787), indem eine kleine Entodermausstülpung jederseits mit der Wand der Peribranchialsäcke verlöthet, und im Grunde dieser Ausstülpung die Durchbrechung stattfindet. Es

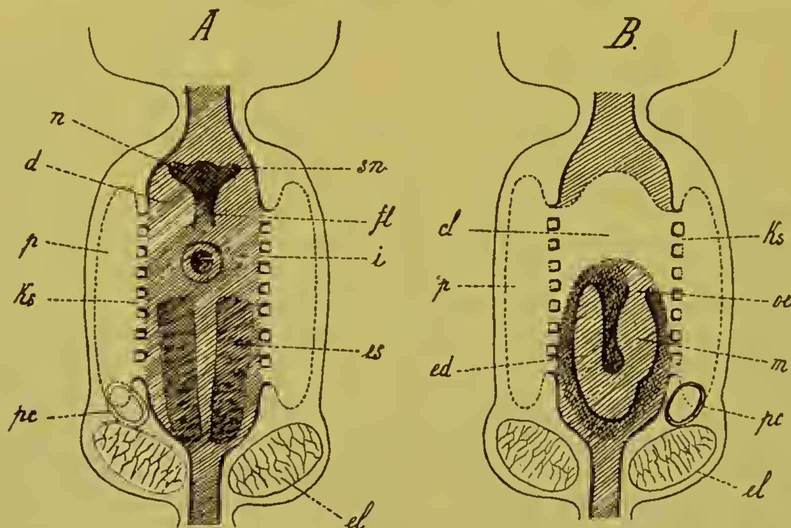


Fig. 787. Schematische Ansichten eines Ascidiozooids im Stadium der Fig. 781. (Im Anschlusse an SALENSKY.)

A Obere, *B* Untere Ansicht.

cl Cloake, *d* Pharyngealsack (Darmhöhle im weiteren Sinne), *ed* Enddarm, *el* Eläoblast, *es* Endostylanlage, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäcke, *pc* Pericardialsäckchen, *sn* Anlage der Seitennerven.

hat demnach an der Ausbildung der Kiemenspalten die Entodermlamelle mehr activen Antheil als die ectodermale Wand der Peribranchialsäcke. Jene im Querschnitte ungefähr viereckigen Substanzbrücken, welche zwischen je zwei aufeinander folgenden Kiemenspalten stehen bleiben, sind nicht bloss an ihrer inneren Fläche von Entoderm bekleidet, sondern auch ihre seitlichen, den Kiemenspalten zugewendeten Flächen gehören dem Entoderm an. Nur die Bekleidung ihrer Aussenseite entstammt der ectodermalen Wand der Peribranchialhöhlen. Die Kiemenspalten entstehen bei Pyrosoma nach SALENSKY in der Reihenfolge von vorne nach hinten, so dass die vorderste Kiemenspalte die zuerst gebildete ist. Nachdem die Kiemenspalten zum Durchbruche gelangt sind, wachsen sie sehr bald in die Länge. Sie sind ja bei Pyrosoma durch ihre lang-

gestreckte Gestalt ausgezeichnet. Erst später entwickeln sich durch Einfaltungen der Innenwand des Kiemenkorbes, die unter einander in Verbindung treten, jene auf die Richtung der Kiemenspalten senkrecht gestellten Kiemenbalken, durch deren Entwicklung das charakteristische Gitterwerk des Kiemenkorbes vollendet wird.

Die Kiemenspalten erscheinen, wie Seeliger hervorgehoben hat, stets senkrecht zum Endostyl gestellt (vgl. *ks* und *es* in Fig. 788). Da nun der Endostyl der Ascidiozooide, wie uns das Schema in Fig. 788 *A* zeigt, ursprünglich eine horizontale Lagerung einnimmt und sich erst später vertical aufrichtet (Fig. 788 *C*), so gehen dementsprechend die Kiemenspalten aus einer anfangs senkrechten Richtung allmählich in eine schräge und schliesslich in eine horizontale Lage über. Es führt uns dies zu einer Besprechung jener Gestaltveränderungen im Allgemeinen, welche die Entwicklung der Ascidiozooide charakterisiren. Die Längsaxe des ausgebildeten Ascidiozooids (Fig. 788 *C*) erscheint durch die Lage der Ingestionsöffnung (*i*) und der Cloakenöffnung (*e*) markirt. Diese beiden Oeffnungen werden aber im Ascidiozooidenembryo (Fig. 788 *A*) nicht an den Enden der embryonalen Längsaxe angelegt. Es geht hieraus hervor, dass durch Wachsthumsveränderungen im Laufe der Entwicklung an Stelle der embryonalen Längsaxe eine neue auftritt, welche ihrer Lage nach zur embryonalen Längsaxe senkrecht gestellt erscheint. Die Längsaxe des Ascidiozooidenembryos, deren beide Pole durch die Verbindungsbrücken der Ascidiozooide unter einander eingenommen sind, wird später zur Queraxe des ausgebildeten Ascidiozooids. Die obere Körperfläche des Ascidiozooidenembryos enthält demnach eine Hälfte der späteren Dorsalseite und die entsprechende der späteren Ventralseite. Die Grenze

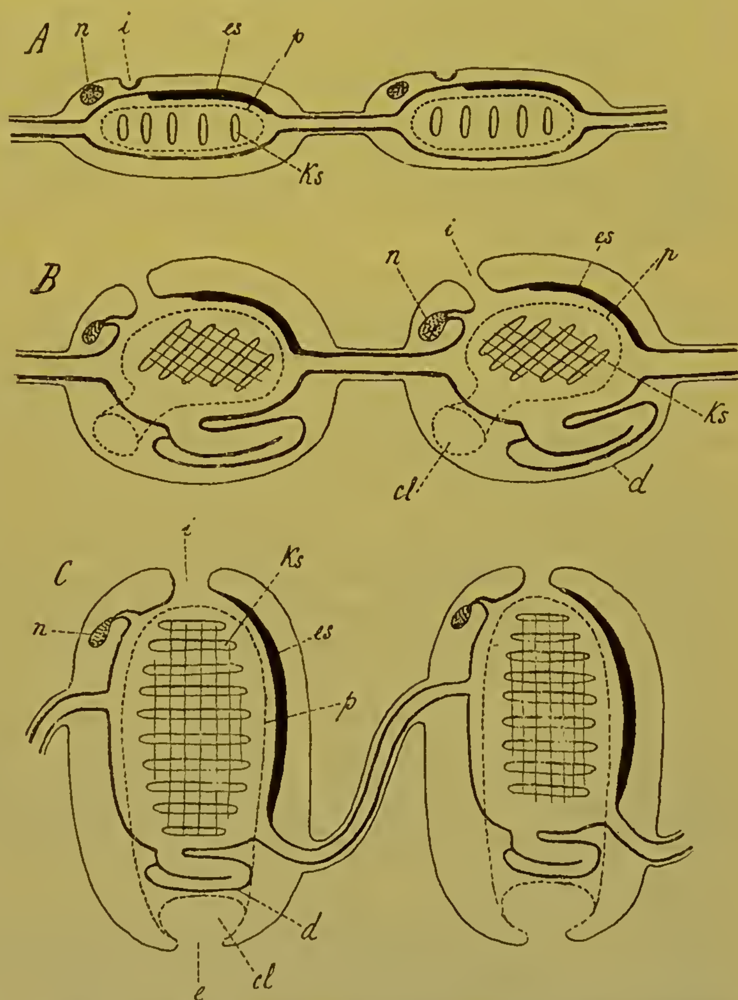


Fig. 788. Drei auf einander folgende Entwicklungsstadien zweier Ascidiozooide in schematischer Seitenansicht (im Anschlusse an Salensky).

cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialraum.

zwischen diesen beiden Hälften ist durch die Lage der Ingestionsöffnung (*i* in Fig. 788 *A*) gekennzeichnet. Wir müssen demnach mit SALENSKY für die Vergleichung des ausgebildeten Ascidiozooids mit dem Ascidiozooidenembryo an folgender Tabelle festhalten:

Embryo	Ausgebildetes Ascidiozooid
obere Körperfläche	Oberfläche der vorderen Körperhälfte
untere Körperfläche	Oberfläche der hinteren Körperhälfte
der vordere Theil des Embryos von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterseite	neurale Körperparthie
der hintere Theil des Embryos von der Ingestionsöffnung bis zum entsprechenden Punkt der Unterseite	hämale (durch den Endostyl markirte) Körperparthie.

Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ bleiben dagegen im Embryo und im ausgebildeten Thiere für die gleichen Körperseiten in Verwendung.

Bei der Vermehrung und Vergrösserung der Kiemenspalten nehmen die Peribranchialsäcke, indem sich ihr Epithel abflacht, entsprechend an Grösse zu. Sie entsenden ein Divertikel an die untere Fläche des Embryos, welches, indem es mit dem entsprechenden Divertikel der anderen Seite verschmilzt, zur Erzeugung der unpaaren Cloakenhöhle führt (Fig. 787 *cl*).

Die Ingestionsöffnung (Fig. 787 *i*) geht aus einer an der oberen Fläche des Embryos zwischen dem Nervensystem und dem vorderen Ende des Endostyls gelegenen Ectodermeinsenkung hervor. Auf die nach SALENSKY ziemlich complicirten Entwicklungsvorgänge der Ingestionsöffnung und des an derselben befindlichen klappenartigen Verschlussapparates kann hier nicht näher eingegangen werden.

Während die Ingestionsöffnung schon ziemlich früh angelegt wird, kommt die Egestions- oder Cloakenöffnung erst ganz spät nach vollendeter Entwicklung der Ascidiozooide zur Ausbildung. Die gemeinsame Cloakenhöhle der Pyrosomencolonie, in welche die Cloakenöffnungen der Einzelindividuen einmünden, wurde von KOWALEVSKY auf die Cloakenhöhle des Cyathozooids zurückgeführt. SALENSKY dagegen hat beobachtet, dass bei der Rückbildung, welche das Cyathozooid erleidet, auch die Cloakenöffnung desselben zum Verschlusse kommt. Die Cloakenhöhle des Cyathozooids geht demnach mit demselben zu Grunde. Man muss daher annehmen, dass die gemeinsame Cloakenhöhle der Pyrosomencolonie eine später auftretende Neubildung ist, über deren Entwicklungsweise allerdings bisher noch keine Beobachtungen vorliegen (vgl. pag. 1324).

Aus der primären Darmanlage der Ascidiozooide geht zunächst direct nur der als Athemhöhle fungirende Pharyngealraum hervor. Die Anlage des Darmkanals im engeren Sinne findet sich an der unteren Fläche des Entodermrohres in der Form einer hufeisenförmigen Divertikelbildung (Fig. 778 *B*), von der man an Querschnitten die beiden Schenkel der hufeisenförmigen Anlage, welche hinten mit einander zusammenhängen, getroffen findet (Fig. 791 *oe* und *ed*). Der linke Schenkel (*ed*) dieser Anlage trennt sich frühzeitig von dem Entodermsacke ab. Dieses blind endigende Divertikel stellt die Anlage des Hinterdarms dar. Aus dem rechten Schenkel entwickelt sich der Magen und Oesophagus. Die Communication zwischen diesem Schenkel (*oe*) und der Pharyngealhöhle erhält sich als Eingangsöffnung des Oesophagus. Erst in späteren Stadien tritt das blinde Ende des Hinterdarmes in Ver-

bindung mit der Cloakenhöhle und entwickelt sich die sog. darmumspinnende Drüse.

Das centrale Nervensystem entsteht im vordersten Abschnitte der Ascidiozooide als eine Einstülpung des Ectoderms (*n* Fig. 789) der oberen Fläche, welche sich bald von dem Ectoderm abschnürt und dann eine längliche, blindgeschlossene Blase darstellt. Diese gewinnt in späteren Stadien eine dreieckige Gestalt (Fig. 787 *n*). Ihre vordere erweiterte Parthie wandelt sich in die Anlage des eigentlichen Ganglions um, welches seine Entstehung hauptsächlich einer Wucherung der oberen Wand der Nervenblase verdankt. Dieser Theil setzt sich in zwei laterale, hohle Zipfel fort (Fig. 787 *sn*), welche später länger auswachsen und die Seiten des Darmkanals umgreifen. Es sind die Anlagen der sog. Seitennerven, welche demnach hier in ähnlicher Weise entstehen, wie dies Seeliger für die später entstehenden Knospen der Pyrosomen angegeben hat. Der nach hinten, gegen die Ingestionsöffnung gerichtete, verschmälerte Theil der Nervenanlage verbindet sich mit dem Entoderm des Darmkanals und wird, indem daselbst ein Durchbruch der Neuralhöhle nach der Darmhöhle stattfindet, zur Anlage der sog. Flimmergrube (Fig. 787 *fl*). Später verschliesst sich nach Salensky

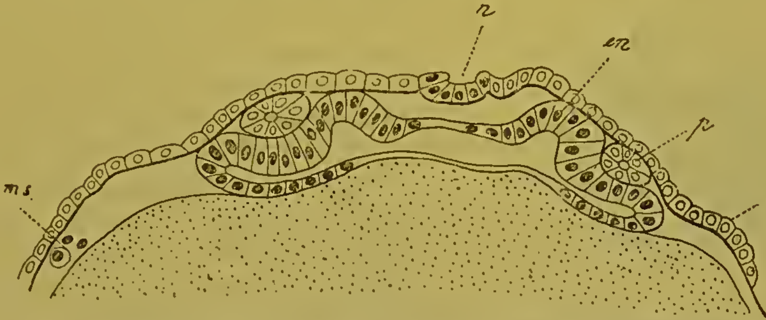


Fig. 789. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt eines Ascidiozooids von Pyrosoma mit der Anlage des Nervencentrums (nach Salensky).
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *ms* Mesodermzellen, *n* Anlage des Nervensystems, Peribranchialröhren.

durch Zusammenrücken der Zellen bei der weiteren Entwicklung des Ganglions das Lumen des Neuralrohrs. Aber auch das Lumen der Flimmergrube soll verschwinden und die definitive Flimmergrube eine später entstehende Neubildung von der Darmwand aus darstellen. Das blinde Ende der Flimmergrube wandelt sich später in einen grossen Sack um, welcher unter dem Ganglion liegt und wahrscheinlich die Anlage der sog. Hypophysisdrüse (subganglionärer Körper) bildet.

Da die Ascidiozooidenkette als Ausstülpung aus dem Leibe des Cyathozooids hervorgegangen ist, so steht ihre primäre Leibeshöhle, welche sich zwischen dem Darmrohr und den Peribranchialhöhlen einerseits, und dem Ectoderm andererseits ausdehnt, in offener Communication mit der primären Leibeshöhle des Cyathozooids. Es ist demnach die Möglichkeit gegeben, dass Mesenchymelemente aus dem Cyathozooid in die Ascidiozooidenkette übertreten. Dies geschieht thatsächlich nach Salensky in reichlichem Maasse, indem Elemente der sog. Zellenzone in grosser Zahl in die Ascidiozooidenkette übertreten. Nach Salensky ist die Zellenzone, welche, wie wir oben (pag. 1318) erwähnt haben, zum Theil aus inneren Follikelzellen (Kalymmocyten), zum grösseren Theil jedoch aus Elementen des zerfallenen linken Cölomsackes hervorgegangen

sein soll, die Hauptquelle für das gesammte Mesoderm der Ascidiozooide. Wir müssen allerdings darauf hinweisen, dass das sog. Pericardialrohr, welches aus dem rechten Cölomsack hervorgegangen ist und als Fortsatz der Pericardialanlage des Cyathozooids sich nach hinten erstreckt, nach seiner Auflösung in einzelne Zellen wohl auch zur Bildung des Mesenchyms der Ascidiozooide beitragen dürfte. Das Gleiche dürfte mit dem sog. axialen Mesodermstrang, welcher aus der Umwandlung des als Chordarudiment gedeuteten Rohres hervorgegangen ist, der Fall sein. Das spätere Schicksal dieser Bildungen ist aus den Mittheilungen SALENSKY's nicht klar zu ersehen. Für SALENSKY ist jedenfalls der Ursprung des Mesoderms der Ascidiozooide in der Zellenzone zu suchen, welche wiederum hauptsächlich aus den Elementen des aufgelösten linken Cölomsackes hervorgegangen ist. Die Einwanderung des Mesoderms in den Keimstock (Ascidiozooidenkette) vollzieht sich zunächst in der Form einer Einwucherung gedrängter Zellmassen. Später, wenn die Zellenzone in einzelne Zelleninseln zerfallen ist, treten gelockerte Zellgruppen oder einzelne Elemente in die Leibeshöhle der Ascidiozooide über.

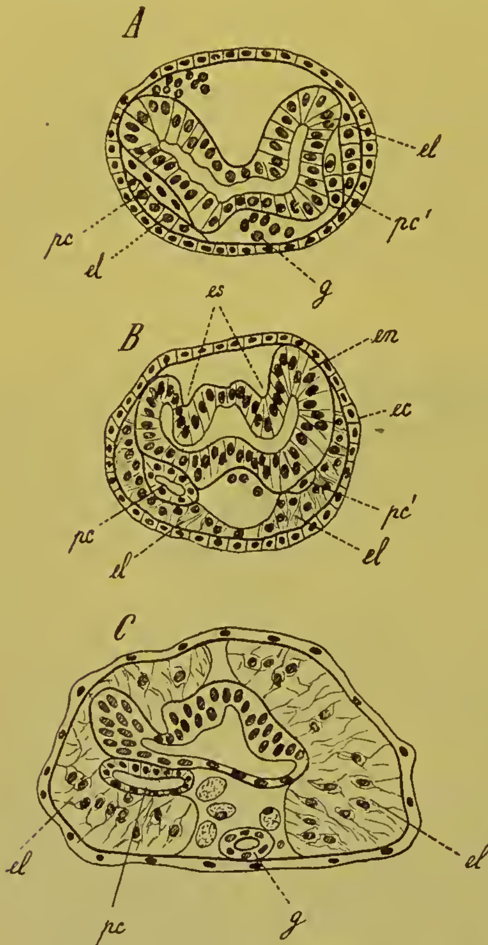


Fig. 790. Drei Querschnitte durch den distalen Abschnitt eines Ascidiozooids von *Pyrosoma* in auf einander folgenden Stadien der Entwicklung (nach SALENSKY).

ec Ectoderm, *el* Eläoblastanlage, *en* Entoderm, *es* paarige Endostylfalten, *g* Genitalstrang, *pc* rechter Pericardialstrang, resp. Pericardialsäckchen, *pc'* linker Pericardialstrang.

Die Mesodermelemente zerstreuen sich in der primären Leibeshöhle der Ascidiozooide. Zwei Gruppen derselben nehmen jedoch frühzeitig eine bestimmte Lagerung ein. Wir finden dieselben im hinteren Abschnitt des Ascidiozooids zu beiden Seiten des Körpers gelagert. Man erkennt frühzeitig an denselben eine Anordnung der Elemente in zwei Schichten, von denen die äussere (Fig. 790 *A el*) die Anlage des Eläoblasts, die innere die der sog. Pericardialstränge (nicht zu verwechseln mit dem obenerwähnten Pericardialrohr, welches schon in früheren Stadien verschwunden ist) darstellt (Fig. 790 *A pc* und *pc'*). Die Zellen der Eläoblastanlage werden bald grösser und bilden ein ziemlich hohes Cylinderepithel. Später nehmen sie eine unregelmässigere Lagerung an und wandeln sich, indem sich in ihnen Vacuolen entwickeln, in jene grossen, Pflanzenparenchymzellen ähnlichen Elemente um, welche für das Eläoblastgewebe charakteristisch sind (Fig. 790 *C*). Der Eläoblast ist hier zunächst paarig entwickelt und besteht aus zwei rundlichen Zellgruppen, welche im hinteren Theile des Ascidiozooidenkörpers gelegen sind und die Körperoberfläche etwas nach aussen vorwölben (Fig. 781, 787 *el*).

Aus der inneren Schicht der erwähnten paarigen, mesodermalen Anlage gehen zwei Zellstränge hervor, welche sich ungleich verhalten (Fig. 790 *pc*, *pc'*). Der rechterseits gelegene Zellstrang reicht etwas weiter nach vorne und wandelt sich mit seinem vorderen Ende in eine geschlossene Blase, das Pericardialsäckchen (Fig. 790 *B* und *C*, *pc*), um. Das Herz entwickelt sich, indem die dem Darmkanal anliegende Wand des Pericardialsäckchens sich verdickt und in das Innere des Säckchens einstülpt. Die Entwicklung des Herzens geht demnach hier auf dieselbe Weise vor sich, wie bei sämmtlichen übrigen Tunicaten.

Der rechte Pericardialstrang (Fig. 790 *pc*) wurde zur Bildung des Pericardialsäckchens nicht vollständig aufgebraucht. Es reicht von dem Pericardialsäckchen noch eine Fortsetzung dieses mesodermalen Zellstranges nach hinten. Diese und der entsprechende Zellstrang der linken Seite (der linksseitige sog. Pericardialstrang (Fig. 790 *pc'*) entwickeln sich nun zunächst nicht weiter. Sie treten aber später (nach Salensky), wenn das Ascidiozooid selbständig geworden ist und sich nunmehr zu weiterer Knospung anschickt, in den sich dann entwickelnden Stolo prolifer ein und bilden zu beiden Seiten des in den Stolo sich fortsetzenden Endostylfortsatzes (Entodermrohr) die Mesodermanlage des Stolo prolifer. Es sollen demnach nach Salensky aus den paarigen sog. Pericardialsträngen des Ascidiozooids rechts das Pericardialsäckchen des Ascidiozooids und im weiteren Verlaufe die beiden Mesodermstränge des Stolo prolifer hervorgehen (vgl. unten pag. 1391).

Durch die Ausbildung der Peribranchialsäcke und der erwähnten Mesodermbildungen in den Seitentheilen des Embryos wird die primäre Leibeshöhle in einen über dem Darmkanal und einen unter demselben gelegenen Längssinus getheilt (vgl. Fig. 790), welche von Salensky als supraintestinaler und subintestinaler Blutsinus bezeichnet werden. Im Bereiche des subintestinalen Sinus sammeln sich Mesenchymzellen (Fig. 790 *A*, *g*), welche zur Bildung des dem hinteren Abschnitte des Ascidiozooids zugehörigen Genitalstranges zusammentreten. In späteren Stadien gewinnt der Genitalstrang nach Salensky in seinem Inneren ein Lumen (Fig. 790 *C*, *g*), um welches sich die Zellen des Stranges epithelartig gruppiren, welches jedoch im Verlaufe der weiteren Entwicklung wieder verloren geht. Der Genitalstrang stellt nicht nur die Genitalanlage der betreffenden Ascidiozooide dar, sondern aus demselben geht noch weiter der Genitalstrang des Stolo prolifer dieser Ascidiozooide hervor. Auf diese Verhältnisse werden wir unten (pag. 1391) ausführlicher zu sprechen kommen. Die Entstehung der Geschlechtsorgane in den vier ersten Ascidiozooiden ist neuerdings von Seeliger (No. 76 a) genauer dargestellt worden. Da dieselbe in gleicher Weise abläuft, wie bei den später zur Entwicklung kommenden Ascidiozooiden, so können wir auf unsere unten (pag. 1398) gegebene Schilderung dieser Entwicklungsvorgänge verweisen. Zu erwähnen sei nur, dass in den vier ersten Ascidiozooiden das Ovarium eine Rückbildung erleidet. Es war schon Kowalevsky bekannt, dass die kleinen Pyrosomencolonien nur männliche Geschlechtsproducte zur Reife bringen, während man in den grossen Colonien Eier und Embryonen vorfindet.

Der supraintestinale Blutsinus umspült vorne die Anlage des Centralnervensystems (vgl. Fig. 787 *A*). Weiter hinten verläuft er in jener Rinne, welche durch die Einfaltung der Endostylanlage gegeben erscheint. Da sich nun zwischen dem Nervensystem und der Endostylanlage die

Einstülpung der Ingestionsöffnung etablirt, so würde durch die Ausbildung dieser Ectodermeinsenkung der erwähnte Blutstrom eine Unterbrechung erleiden, wenn nicht zu seiner Fortleitung eine merkwürdige Einrichtung getroffen würde, indem an der betreffenden Stelle die obere Darmwand sich einer Typhlosolis ähnlich nach innen einfaltet (Fig. 791, 792 *db*). Diese Einfaltung, in deren Innerem der Blutstrom nun verläuft, trennt sich eine Strecke weit von der dorsalen Darmwand vollständig ab und stellt dann ein von der Nervenanlage (Fig. 792 *n*) zum Anfang der Endostylrinne (*en*) frei durch den Darm verlaufendes Rohr dar. Man kann diese merkwürdige Bildung, welche von SALENSKY als pharyngealer Blutsinus, von HUXLEY als Diapharyngealband bezeichnet worden ist, am besten mit der Salpenkieme vergleichen, mit welcher es von SALENSKY sogar homologisirt wird, obschon die topographischen Verhältnisse deutlich erkennen lassen, dass wir es hier nur mit einer analogen, nicht aber mit einer homologen Bildung zu thun haben. Das Diapharyngealband ist nur eine provisorische Einrichtung. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung fällt es der Rückbildung anheim.

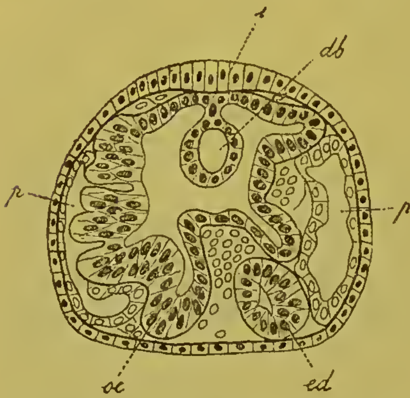


Fig. 791. Querschnitt durch ein Ascidiozooid von Pyrosoma (nach SALENSKY).
db Diapharyngealband, *ed* Enddarm, *i* Anlage der Ingestionsöffnung (Ectodermverdickung), *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialhöhlen.

Auf das Mesoderm sind zwei Bildungen dunkler Bedeutung zurückzuführen, welche von KEFERSTEIN und EHLERS als längliche und linsenförmige Zellenhaufen bezeichnet werden. Die linsenförmigen Zellenhaufen sind paarige, symmetrisch gestaltete Zellansammlungen, welche am Eingang des Kiemendarms zwischen der Wand der Peribranchialhöhle und dem Entoderm gelegen sind (Fig. 783 *l*, 840 *lm*). Ihr Ursprung wird von SALENSKY auf Kalymmocyten (innere Follikelzellen) zurückgeführt. Die länglichen Zellenhaufen, welche an der Neuralseite „neben den Kiemen im Blutsinus" gelegen sind, bilden sich später aus einer unpaaren Ansammlung von Mesodermzellen, welche ursprünglich unter den sog. Rückenzapfen des Entoderms gelegen ist (Fig. 783 *d*, 840 *dm*).

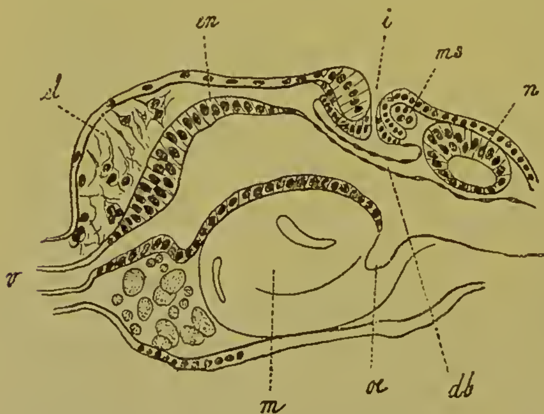


Fig. 792. Längsschnitt durch ein Ascidiozooid von Pyrosoma (nach SALENSKY).
db Diapharyngealband, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *ms* Schliessmuskel, *n* Anlage des Ganglions, *oe* Oesophagus, *v* Verbindungsstrang.

Die Körpermuskeln, welche bei den Pyrosomen nur sehr spärlich entwickelt sind, entstehen aus streifenförmig angeordneten Mesenchymzellen. Die Fibrillen contractiler Substanz sind rings an der Peripherie dieser Zellstreifen angeordnet. Es sind im Querschnitt dreieckig erscheinende Bänder, welche radiär gegen das Innere des Muskelbündels vorwachsen.

Zum Schlusse seien noch einige Bemerkungen über das weitere Anwachsen der jungen Pyrosomencolonie beigefügt. Wie aus Fig. 783 pag. 1322 hervorgeht, sind die vier primären Ascidiozooide der jungen Colonie zur Hauptaxe radiär gestellt, derart, dass ihre Ingestionsöffnungen an der äusseren Oberfläche äquatorial gelagert erscheinen. Das Centrum der Colonie ist anfangs von dem Cyathozooid, später jedoch von der gemeinsamen Cloakenhöhle eingenommen. Letztere öffnet sich entsprechend dem mit *cl* bezeichneten Pole (Fig. 783) nach aussen. Jedes Ascidiozooid wendet seine Dorsalfläche gegen die Cloakenöffnung; seine Ventralfläche dagegen erscheint nach dem entgegengesetzten Pole gerichtet. Da hier (an dem Ende des Endostyls) die ersten Knospen zur Abschnürung kommen, so würde man erwarten, dass die ältesten Ascidiozooide der Colonie der gemeinsamen Cloakenöffnung am nächsten liegen, während die jüngeren Ascidiozooide den hinteren, von der Cloakenöffnung abgewendeten Theil der Colonie einnehmen. Dies ist jedoch nach Seeliger nicht der Fall, sondern die jungen Knospen wandern nach ihrer Abschnürung von den mütterlichen Ascidiozooiden an die Dorsalseite der letzteren, so dass sie sich zwischen dieselbe und die gemeinsame Cloakenöffnung einschieben. Jedes Ascidiozooid entsendet gegen die gemeinsame Cloakenöffnung zwei Mantelgefässe, welche in Fig. 783 *B* bereits als dorsale Zipfel in der Umgebung des Punktes *cl* zu erkennen sind. An grösseren Colonien umstehen die vier primären Ascidiozooide den hinteren, von der Cloakenöffnung abgewendeten Pol der Colonie. Demzufolge müssen die ihnen zugehörigen Mantelgefässe den längsten Verlauf nehmen (Seeliger).

5. Salpen.

Die Embryonalentwicklung der Salpen steht der der übrigen Tunicaten ziemlich unvermittelt gegenüber. Der Umstand, dass der sich entwickelnde Embryo mit der Athemhöhlenwand der Mutter verwächst, und dass sich an dieser Verwachsungsstelle unter Vermittlung der Reste des Eifollikels ein als Placenta zu bezeichnendes Ernährungsorgan des Embryos entwickelt, hat auf die Entwicklung verändernd eingewirkt. Wie in den meisten Fällen, in denen die Entwicklung innerhalb des Mutterleibes abläuft, ist dieselbe eine abgekürzte. Es kommt weder zur Ausbildung des Larvenschwanzes, noch der Chorda. Es muss auch gleich eingangs erwähnt werden, dass unsere Kenntnisse der Embryonalentwicklung der Salpen noch durchaus nicht als abgeschlossen zu betrachten sind. Hinsichtlich der wichtigsten Punkte (Furchung, Keimblätterbildung, Ausbildung der Placenta) begegnen wir in den bisherigen Untersuchungen zum Theil empfindlichen Lücken, zum Theil Angaben, denen wir nur mit Zweifeln beitreten können, weil sie mit Allem, was sonst über die Entwicklung anderer Tunicaten (und der Thiere überhaupt) bekannt geworden ist, im Widerspruche stehen. Unsere Darstellung wird mit diesen Schwierigkeiten zu rechnen haben und sich darauf beschränken müssen, ein Uebersichtsbild dessen zu geben, was nach den bisherigen Untersuchungen einigermaassen festzustehen scheint. Es würde aber zu weit führen, auf die zahllosen Widersprüche und unaufgeklärten Punkte dieses Gebietes genauer einzugehen.

Die Geschlechtsindividuen (Kettenformen) der Salpen sind Zwitter, doch ist die Reife der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte zeitlich eine getrennte. Die von dem Stolo prolifer der Ammengeneration (Solitärform) sich loslösenden jungen Kettenformen sind zunächst weib-

lichen Geschlechtes. Sie werden von Individuen einer anderen Kette befruchtet und bringen einen Embryo zur Entwicklung. Erst während dieser Zeit kommt der Hode mit den Spermatozoen zur Ausbildung.

Die meisten Salpen bringen nur ein einziges Ei zur Entwicklung. Das gesammte Ovarium (Fig. 793 *ov*) besteht dann aus einem einzigen Follikel, welcher das Ei enthält und durch einen strangförmigen Oviduct mit dem Epithel der Athemhöhle in Verbindung steht. An dem Oviducte können wir zwei Abschnitte unterscheiden (Fig. 794): einen mit dem Follikel direct zusammenhängenden Theil (*st*), welcher aus einer einzigen Zellreihe besteht (der sog. Stiel des Follikels) und den erweiterten Mündungsabschnitt (*od*). Letzterer weist ein deutliches Lumen auf. Der Eifollikel liegt in der Wurzel des Nucleus, rechts neben dem Oesophagus (Fig. 793) und ist von Aesten des circumvisceralen Blutgefässnetzes umgeben. Auch der Oviduct erscheint von einem Blutgefässe (*b* in Fig. 794 *B*) bis nahe an seine Mündungsstelle begleitet. Letztere ist von Blutgefässen umflossen, welche dem vorletzten, rechten Transversalgefässe entspringen. Sie wandeln sich später in die placentalen Blutgefässe um (Todaro). Die Ausmündungsstelle des Oviducts (*x* in Fig. 793) findet sich an der rechten Seite des Körpers hinter dem vorletzten Muskelreifen, oberhalb des Nucleus. In der Umgebung der Ausmündung ist das Epithel der Athemhöhle schildförmig verdickt (Fig. 794 *A*, *ep*) und ragt ein wenig nach innen vor (Fig. 794 *B*, *ep*). Diese Vorwölbung ist die erste Anlage des sogenannten Epithelhügels (Salensky), welcher von Todaro als Uterus bezeichnet wurde.

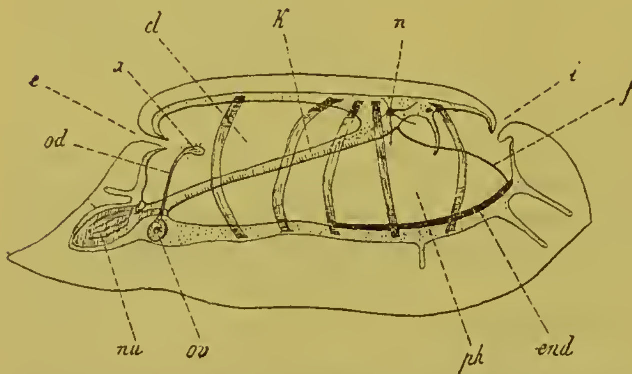


Fig. 793. Seitliche Ansicht von Salpa democratica-mucronata (combinirtes Bild nach Claus und Salensky).

cl Cloakenraum, *e* Egestionsöffnung, *end* Endostyl, *f* Flimmerbogen, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *n* Nervencentrum, *nu* Nucleus, *od* Oviduct, *ov* Ovarium (aus einem einzigen Eifollikel bestehend), *ph* Pharyngealraum, *x* Mündungsstelle des Oviducts.

Es erhebt sich die Frage, ob die Kettensalpen nach Geburt des reifen Embryos steril bleiben oder ob sie im Stande sind, einen neuen Eierstock zu produciren, der einen neuen Embryo liefern würde. Einige Beobachtungen Salensky's scheinen der letzteren Möglichkeit günstig gegenüberzustehen. Die Kettensalpen wachsen nämlich, während in ihnen der Embryo sich entwickelt, selbst an Grösse beträchtlich an, so dass die grössten Salpen die entwickeltsten Embryonen beherbergen. Salensky fand nun in einigen solcher grosser Kettenindividuen einen Placentarrest, der auf die vorhergegangene Ausstossung eines Embryos schliessen liess, und neben demselben ein reifes Ei oder einen ganz jungen Embryo.

Eine Ausnahme von der Regel, dass jedes Kettenindividuum nur ein Ei zur Entwicklung bringt, machen Salpa zonaria (nach Chamisso und Eschricht), S. Thilesii (nach Krohn) und S. hexagona (nach Traustedt), bei denen gleichzeitig mehrere Embryonen zur Entwicklung kommen, welche nicht auf der gleichen Höhe der Entwicklung stehen. Leuckart

(No. 98) schloss aus diesem Umstande, sowie aus dem Vorhandensein eines besonderen Anheftungspunktes der einzelnen Embryonen, dass hier multiple Eifollikel mit gesonderten Ausführungsgängen vorhanden sein müssten. Neuerdings hat man die genannten Formen zu dem Genus Jasis vereinigt (Lahille No. 38).

Bei vielen Salpenformen (S. maxima, S. pinnata, S. punctata) erscheint der Follikel durch eine Längsfurche unvollkommen in zwei Kammern getheilt (Fig. 794 *B*), von denen die eine das Ei während der Reifestadien beherbergt (Ovarialsack *ov*), während die andere (Embryonalsack *em*) dasselbe während der ersten Embryonalstadien in sich aufnimmt. Bei manchen Formen (z. B. bei S. maxima) setzt sich der Embryonalsack in einen spitz ausgezogen endigenden Fortsatz (*s*) fort. Letzterer wird bald rückgebildet, und sein Ueberrest dient in späteren Stadien, wenn der Embryonalsack durch die Verkürzung des Oviducts bis in den Epithelialhügel gerückt ist, zur Anheftung des Embryonalsackes an das Epithel desselben.

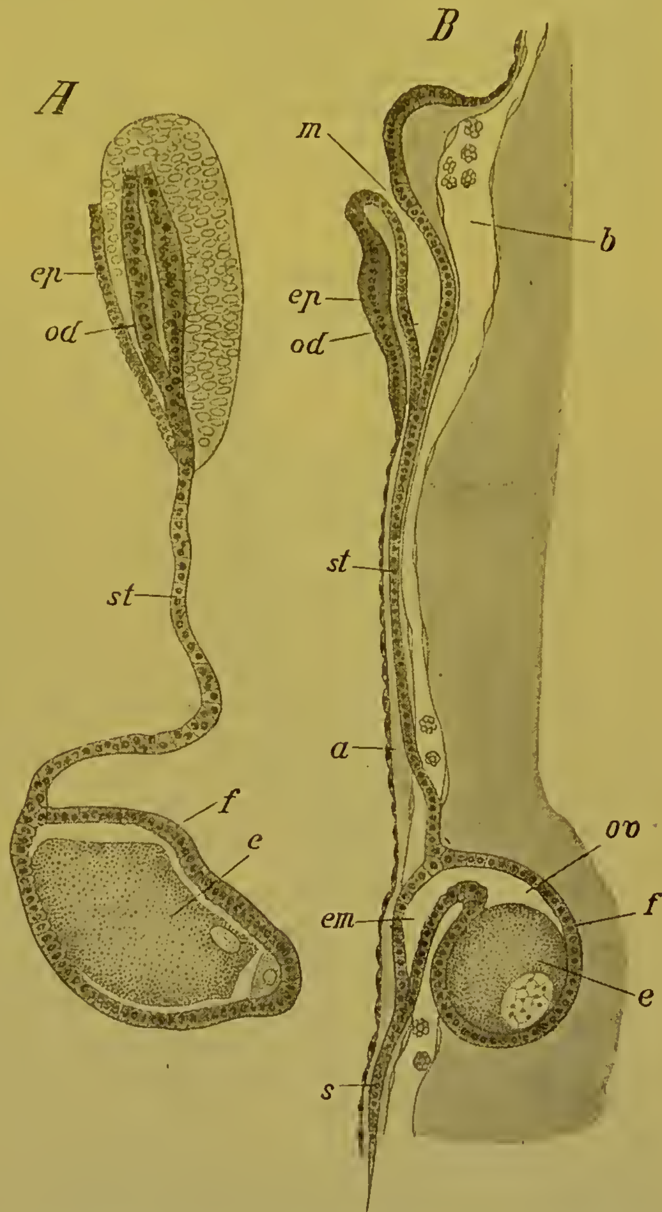


Fig. 794. Weiblicher Genitalapparat der Salpen. *A* von Salpa pinnata (nach Salensky). *B* von Salpa virgola (nach Todaro). *a* Cloakenepithel des Mutterthieres, *b* Blutsinus, *e* Eizelle, *em* Embryonalkammer, *ep* Epithelialhügel, *f* Follikel, *m* Mündung des Oviducts, *od* distale erweiterte Parthie des Oviducts, *ov* Ovarialkammer, *s* Fortsatz der Embryonalkammer, *st* verengte Parthie des Oviducts (sog. Stiel des Follikels).

Ganz exceptionelle Verhältnisse finden wir hinsichtlich der Ausbildung des weiblichen Geschlechtsapparates bei Salpa (Pegea) bicaudata. Hier findet sich (Fig. 795) ungefähr in der Mitte des Körpers der Kettensalpen an der rechten Seite ein als Ausstülpung der Körperwand sich darstellendes, am Ende etwas gekrümmtes Rohr (Genitalrohr *g*, Salensky No. 104).

Das Lumen dieses Rohres communicirt mit der Athemhöhle (Fig. 796 *A*). Der kurze Oviduct mündet ganz hinten in den Fundus dieses Rohres zwischen zwei in das Lumen des Genitalrohres vorspringenden Epithelfalten (Incubationsfalten *f*). Trotz dieser eigenthümlichen Vorrichtungen, welche als modificirte Theile der die Oviductmündung umgebenden Parthie der Athemhöhlenwand aufgefasst werden müssen, scheint aus den Mittheilungen SALENSKY's hervorzugehen, dass die Embryonalentwicklung von Salpa bicaudata in den wesentlichsten Punkten von der der übrigen Formen nicht allzu verschieden ist. Je mehr der Embryo und die im Fundus des Rohres festgewachsene Placenta sich vergrössern, umsomehr wird das Rohr verkürzt. Schliesslich gelangt der Embryo durch die Mündung des Rohres in die Athemhöhle der Mutter (Fig. 796 *B*).

Die erste Veränderung, welche an dem Genitalapparate der Befruchtung des Eies vorhergeht, findet sich an ganz jungen Kettensalpen, welche im Begriffe stehen, sich vom Stolo prolifer der Amme loszulösen oder sich eben losgelöst haben. Dieselbe besteht in einer stetig fortschreitenden Verkürzung des Oviducts und macht sich zunächst an dem als Follikelstiel bezeichneten Abschnitte desselben geltend, dessen Zellen sich gegen einander verschieben, so dass sie bald mehrreihig angeordnet erscheinen, während sich im Inneren ein Lumen aushöhlt, so dass nun der Oviduct in seiner ganzen Länge durchgängig erscheint. Bei dieser Verkürzung des Oviducts (Fig. 797) rückt das Ei sammt dem Follikel immer mehr gegen die Mündung desselben. Der Oviduct dient bei dieser Bewegung als Gubernaculum.

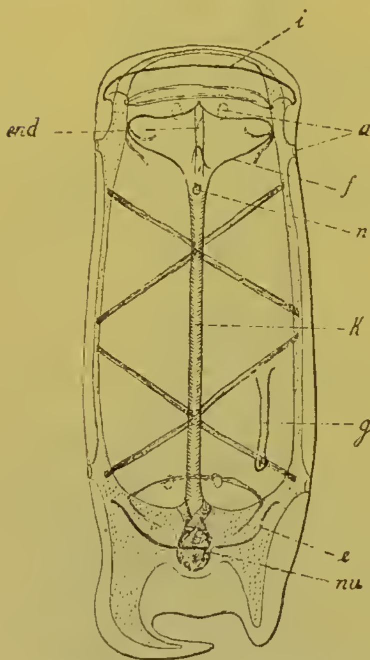


Fig. 795. Dorsalansicht von Salpa bicaudata (Original).
a Adhäsionspunkte der benachbarten Kettenindividuen, *e* Egestionsöffnung, *end* Endostyl, *f* Flimmerbogen, *g* Genitalröhre, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *n* Nervencentrum, *nu* Nucleus.

Jetzt ist den Samenkörperchen der Zugang zu dem Follikel eröffnet, und nun findet die Befruchtung statt. Nach TODARO (No. 112) soll das Eindringen des Spermatozoons und die Ausbildung des männlichen Pronucleus nach der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens und vor Ausbildung des zweiten stattfinden.

Die Furchung ist eine totale (Fig. 797 *A*, 798 *A* und *B*). Man hat Eier im Stadium der Zweitheilung, der Viertheilung und auch in späteren Furchungsstadien beobachtet; doch sind wir noch weit davon entfernt, einen Einblick in das Detail des Furchungsvorganges gewonnen zu haben. In einzelnen Fällen scheint die Furchung keine äquale zu sein; während SALENSKY den Embryo von Salpa mucronata im Stadium der Viertheilung aus vier gleichen Blastomeren bestehend abbildet, beobachtete derselbe Forscher sowie auch TODARO bei S. pinnata und punctata eine Ungleichheit der Blastomeren dieses Stadiums.

Was einer genaueren Verfolgung des Furchungsvorganges besondere Schwierigkeiten bereitet, ist der Umstand, dass während desselben sich

von der Wand des Follikels und des Oviducts Zellen loslösen (Fig. 797 *A*, *fz*), welche in das Lumen dieser Organe gerathen und sich den Blastomeren beimischen. Diese Einwanderung von Zellen, welche wir durchaus den Testazellen der Ascidien (vgl. oben pag. 1268) und den inneren Follikelzellen der Pyrosomen (pag. 1312) vergleichen können, ist eine so reichliche, dass die Blastomeren der späteren Furchungsstadien von denselben förmlich umhüllt erscheinen (Fig. 797 *B*). Sie sind dann wie in eine Grundmasse von G o n o b l a s t e n [so hat SALENSKY (No. 104) diese Zellen bezeichnet] eingebettet. TODARO, welcher diese

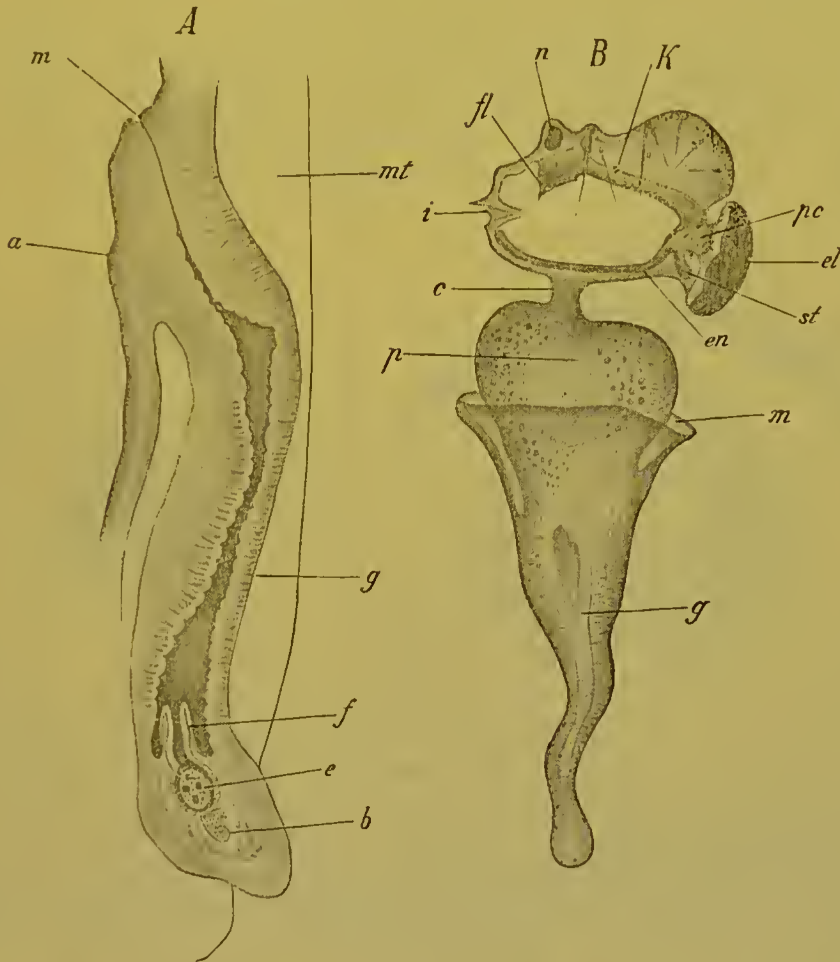


Fig. 796. Zwei Entwicklungsstadien von S a l p a b i c a u d a t a (nach SALENSKY).
A (combinirtes Bild nach SALENSKY), der Embryo *e* ist noch am Grunde der Genitalröhre *g* innerhalb des erweiterten Oviducts gelagert.
B der weitentwickelte Embryo ist sammt der Placenta aus der Genitalröhre *g* herausgetreten.
a Wand der Athemhöhle, *b* sog. Blutknospe (Rest des Follikels), *c* Nabelstrang (Verbindung zwischen Embryo und Placenta), *e* Embryo in dem erweiterten Oviduct, *el* Eläoblast, *en* Endostyl, *f* Genitalfalten, *fl* Flimmergrube, *g* Genitalröhre, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Mündung der Genitalröhre, *mt* Mantel, *n* Nervencentrum, *p* Placenta, *pc* Pericard, *st* Stolo prolifer.

Vermehrung und das Einwandern der Follikelzellen zuerst beobachtete (No. 108, 109), bezeichnet dieselben als Dotterzellen (cellule leciticho) und ist der Ansicht, dass sie zur Ernährung des Embryos, welcher von den Blastomeren gebildet wird, dienen. Sie sollen einem körnigen Zer-

fall unterliegen und von den Blastomeren aufgenommen und verdaut werden. Schliesslich sollen sie vollständig verschwinden. SALENSKY dagegen (No. 104) erblickt in diesen Zellen die eigentlichen constituirenden Elemente des künftigen Embryos, daher er sie als Gonoblasten bezeichnet. Nach ihm sollen die grossen Blastomeren, welche bald einen eigenthümlichen Zerfall ihres Protoplasmas in Theilstücke erkennen lassen, sich später nicht mehr vermehren und überhaupt keiner besonderen Weiterbildung fähig sein. Sie sollen schliesslich zu Grunde gehen, während der Embryo von den Gonoblasten aufgebaut wird, welche den grössten Theil aller späteren Organanlagen bilden sollen. Für SALENSKY ist demnach die Embryonalentwicklung der Salpen ein zwischen Eientwicklung und Knospung die Mitte haltender Vorgang, welcher zwar mit einer regulären Eifurchung beginnt, bei welchem jedoch die Blastomeren später keine weitere Rolle spielen, während der Embryo zum grössten Theile aus Derivaten des Eifollikels aufgebaut wird. SALENSKY bezeichnet desshalb die Embryonalentwicklung der Salpen als folliculäre Knospung. A priori werden wir die Ansicht SALENSKY's über die Rolle, welche die Follikelzellen bei der Embryonalentwicklung der Salpen spielen, für eine äusserst unwahrscheinliche erklären müssen; dieselbe erscheint aber auch durch das, was uns SALENSKY über die entscheidenden Stadien mittheilt, durchaus nicht bewiesen[1]) Wir werden daher vorläufig den Anschauungen TODARO's als der wahrscheinlicheren Annahme beipflichten dürfen.

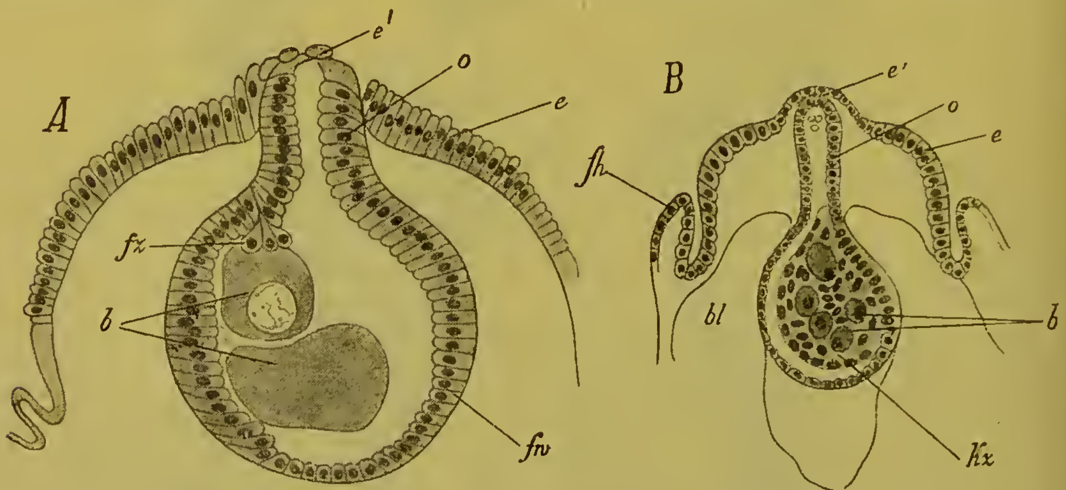


Fig. 797. Zwei Furchungsstadien von Salpa pinnata (nach SALENSKY).
A der Embryo besteht aus vier Blastomeren, von denen zwei auf dem Schnitte getroffen sind.
B der Embryo besteht aus einer grösseren Zahl von Blastomeren und aus zahlreichen kleineren Zellen (*kz*).
b Blastomeren, *bl* Blutsinusse, *e* Epithelhügel, *e'* modificirte Parthie des Epithelhügels (nach SALENSKY Ectodermkeim), *fh* Faltenhülle, *fw* Follikelwand, *fz* einwandernde Follikelzellen, *kz* kleinere Zellen des Embryos (Gonoblasten SALENSKY's), *o* verkürzter Oviduct.

Wir haben oben gesehen (pag. 1312), dass SALENSKY auch in der Embryonalentwicklung von Pyrosoma den eingewanderten Follikelzellen oder Kalymmocyten einen erheblichen Antheil an dem Aufbaue des Embryos zuschreibt. Neuerdings gesteht derselbe Autor den Kalymmocyten einen An-

[1]) Wie uns Prof. KOWALEVSKY mündlich mittheilte, sollen neuerdings die Beobachtungen SALENSKY's von KOROTNEFF (in einer russischen Schrift über die Station in Nizza) bestätigt worden sein.

theil an der Ausbildung des Cellulosemantels bei Distaplia zu (No. 49, vgl. oben pag. 1285).

Die oben erwähnte Verkürzung des Oviducts (Fig. 797) ist nicht bloss auf die Erweiterung seines Lumens und die damit verbundene Lageverschiebung der Zellen seiner Wand zurückzuführen; sie steht auch mit der oben besprochenen Einwanderung von Zellen in das Innere in ursächlichem Zusammenhang. Es wird eben auf diese Weise sehr viel Zellmaterial aus der Wand des Oviducts und des Follikels an den Embryo abgegeben. Der so verkürzte Oviduct bildet eine kurze, weite Kammer (Fig. 798 *A*), welche durch eine anfangs enge, bald jedoch sich erweiternde Oeffnung mit dem Follikel communicirt. Schliesslich verschmelzen beide Räume zu einer einheitlichen Kapsel, deren Lumen von dem Embryo fast vollständig ausgefüllt wird (Fig. 798 *B*). Die Wand dieser Kapsel, welche aus der Vereinigung des Oviducts und des Follikels hervorgegangen ist, wird (in nicht ganz exacter Weise) auch fernerhin als Follikelepithel bezeichnet.

Während der erwähnten Veränderungen hat sich die schildförmige Verdickung des Athemhöhlenepithels in der Umgebung der Mündungsstelle des Oviducts immer mehr erhoben und bildet nun eine hügelartige Vorwölbung (Epithelhügel Fig. 797 *e*, 798 *a*), welche in das Innere des Cloakenantheils der Athemhöhle vorragt. Bei der zunehmenden Verkürzung des Oviducts nähert sich der Follikel mit dem Embryo immer mehr und mehr dieser Vorragung. Schliesslich geräth er in das Innere des Epithelhügels, dessen Basis sich in späteren Stadien einschnürt (Fig. 800), so dass der Epithelhügel nur durch einen schmalen Stiel mit der Athemhöhlenwand in Verbindung bleibt. Der Embryo ragt nun, von einer Art von Brutsack umschlossen, in das Innere der Athemhöhle vor. Die Wand des Brutsackes, welcher — wie wir sehen werden — nur eine vorübergehende Bildung darstellt, ist eine doppelte. Die äussere Wand (Fig. 798 *C*, *a*) desselben ist eine modificirte Parthie des Athemhöhlenepithels, während wir in der inneren Wand (Fig. 798 *C*, *b*) das Follikelepithel erkennen. Es scheint, dass in diesen Stadien sich die Mündung des Oviducts in die Athemhöhle vollständig geschlossen hat.

Nach Ablauf der Furchung stellt der Embryo einen soliden rundlichen Körper dar, welcher aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt ist. Letztere würden nach Salensky grösstentheils dem Follikelepithel entstammen; nach Todaro dagegen sind sie durch Theilung aus den Blastomeren hervorgegangen. Wir werden an dieser letzteren Annahme, als der wahrscheinlicheren, vorläufig festhalten dürfen. Man kann nach Todaro zwischen diesen Embryonalzellen noch die dem Follikelepithel entstammenden Zellen, welche dem Untergang gewidmet sind, unterscheiden. Es muss allerdings erwähnt werden, dass Salensky im Inneren des Embryos noch lange nach beendigter Furchung, zu einer Zeit, in welcher bereits die ersten Organanlagen deutlich zu werden beginnen (vergl. Fig. 806 *A*, *b*), einzelne grosse Blastomeren in bestimmter Anordnung aufzufinden im Stande war. Die Bedeutung dieser letzteren ist noch durchaus dunkel, wie wir denn überhaupt hinsichtlich jener Stadien der Salpenentwicklung, welche zwischen der Furchung und der beginnenden Organentwicklung liegen, und in denen wir die Keimblätterbildung erwarten würden, noch durchaus im Unklaren sind. Eine Furchungshöhle scheint den Salpen durchwegs zu fehlen.

Hinsichtlich der weiteren Entwicklungsvorgänge ergeben sich für die einzelnen Salpenarten gewisse Differenzen, welche allerdings, wie es

scheint, nicht auf principielle Gegensätze zurückzuführen sind. Da die Entwicklung der meisten Arten bisher nur überaus fragmentarisch bekannt geworden ist, so beschränken wir uns darauf, die beiden am besten studierten Formen eingehender zu betrachten. Es sind dies S. democratica-mucronata und S. pinnata. Dieselben repräsentiren zwei verschiedene Typen der Entwicklung, welche durch das Vorkommen oder Fehlen der Faltenhülle und durch den Bau der Placenta unterschieden sind.

A. Formen ohne Faltenhüllen.

Der Embryo von Salpa (Thalia) democratica-mucronata ragt in jenen Stadien, welche den Abschluss des Furchungsprocesses bezeichnen (Fig. 798 *C*), in Gestalt eines Kegels in die Athemhöhle der Mutter vor. Später verlängert er sich und nimmt die Form eines mehr cylindrischen, am Ende abgerundeten Zapfens an (Fig. 799 *B*). Er ist

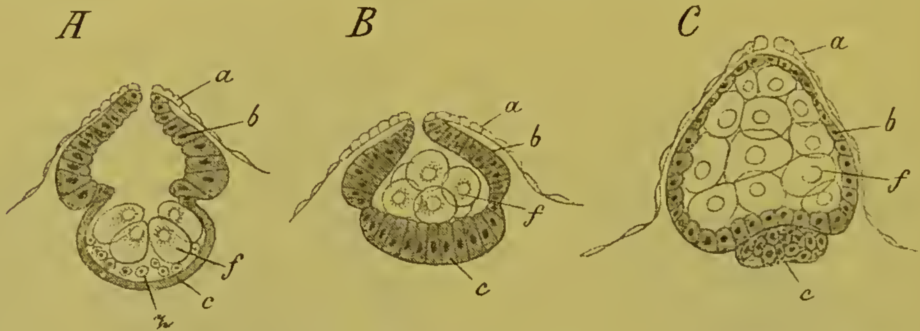


Fig. 798. Furchungsstadien von Salpa democratica (nach SALENSKY).
A der gefurchte Embryo liegt noch im Eifollikel (*c*).
B der Embryo ist in die Oviducthöhle (*b*) eingetreten. Der Rest des Follikels hat sich zusammengezogen (*c*) und stellt die erste Anlage der Placenta dar.
C späteres Stadium.
a sog. Epithelialhügel = äussere Brutsacklamelle, *b* verkürzter Oviduct = innere Brutsacklamelle, *c* Eifollikel = Anlage der Placenta, *f* Blastomeren, *z* eingewanderte Follikelzellen? Dieselben sind in *B* und *C* nicht abgebildet.

noch von beiden Hüllen des Brutsackes umkleidet (Fig. 798 *C*, 799 *A*, *a* und *b*). Die erste Differenzirung, welche sich am Embryo bemerkbar macht, besteht in dem Auftreten einer continuirlichen, oberflächlichen Zellenlage, in welcher wir das Ectoderm des Embryos erkennen (Fig. 799 *A*, *ec*). Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen wichtige Umwandlungen des Brutsackes. Die äussere Lamelle dieses letzteren, welche eine mit dem Athemhöhlenepithel der Mutter continuirliche Schicht darstellt (Fig. 799 *a*), wandelt sich bald in ein ungemein dünnes Plattenepithel um. In der inneren Lamelle des Brutsackes (Fig. 799 *b*) liegt das veränderte Epithel des Oviducts und Follikels vor. Wir unterscheiden an demselben eine einfache Zellschichte, welche den Embryo anfangs noch ringsum continuirlich umhüllt. Dies ist die innere Brutsacklamelle im eigentlichen Sinne, und ist dieselbe wohl wesentlich auf den veränderten Oviduct zu beziehen. Dem Grunde des von der inneren Brutsacklamelle gebildeten Sackes haftet eine Zellanhäufung an (*p*), welche wahrscheinlich das umgewandelte Zellmaterial des Follikels darstellt und in welcher wir die erste Anlage der Placenta zu erkennen haben.

Es scheint, dass die innere Brutsacklamelle sehr bald zurückgebildet wird (Fig. 799 *B*) und einer vollständigen Degeneration anheimfällt. Diese Degeneration scheint zunächst in einer den Embryo quer umziehenden Zone aufzutreten, so dass dann von der inneren Brutsacklamelle nur ein das vordere Ende des Embryos bedeckendes Häubchen und ein hinterer becherförmiger Abschnitt übrig bleibt, welcher mit der Placentaanlage in Zusammenhang steht und sich bald mit letzterer vollständig vereinigt, während das vordere Häubchen, wie es scheint, bald gänzlich zerfällt. Der Embryo ist dann nur mehr von einer einzigen Hülle, der äusseren Brutsacklamelle (*a*), bedeckt.

Wir haben uns hier auf Grund eigener Anschauung hinsichtlich des Schicksals der inneren Brutsacklamelle der älteren Darstellung SALENSKY's (No. 100) angeschlossen. Nach den neueren Mittheilungen dieses Autors sollte die innere Brutsacklamelle nicht zu Grunde gehen, sondern in innige Verbindung mit dem Embryo treten, um sich schliesslich in das Ectoderm

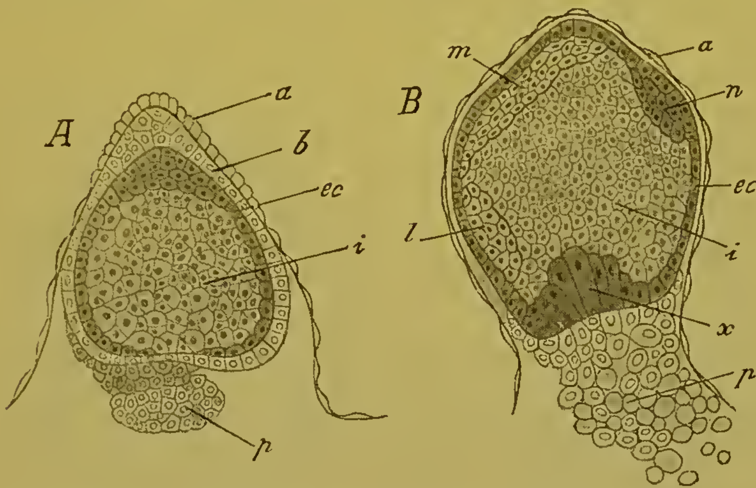


Fig. 799. Zwei Schnitte durch Embryonen von Salpa democratica-mucronata (stark schematisch nach SALENSKY).

A jüngeres Stadium.

B Sagittalschnitt durch ein älteres Stadium.

a äussere Brutsacklamelle, *b* innere Brutsacklamelle, *ec* Ectoderm, *i* innere Zellmasse (Entoderm + Mesoderm?), *l* Eläoblastanlage, *m* Mesoderm (?), *n* Anlage des Nervencentrums, *p* Follikelrest = Anlage des Placentargewebes, *x* Ectodermverdickung, aus welcher das Dach der Placenta hervorgeht.

des letzteren umzuwandeln. Das Ectoderm würde nach dieser Ansicht bei S. democratica-mucronata auf das umgewandelte Oviductepithel zurückzuführen sein. Eine solche Auffassung muss schon a priori als wenig wahrscheinlich bezeichnet werden. Nach eigener, vorläufiger Orientirung an dem Objecte will es uns scheinen, als wenn die ältere Angabe SALENSKY's mehr Berechtigung hätte.

Im nächstfolgenden Stadium (Fig. 799 *B*) zeigt der Embryo einige wichtige Differenzirungen. Es ist an der Grenze von Ectoderm und Entoderm das Mesoderm (*m*) aufgetreten in Gestalt einer Zellschicht, welche keimblattartig ausgebreitet nach rechts und links auf die Seiten des Embryos übergreift. Ferner finden wir das Centralnervensystem (*n*) als eine vom Ectoderm ausgehende Zellwucherung angelegt. Durch die Lage derselben ist die Symmetrieebene und das vordere Körperende des

Embryos gekennzeichnet. Diametral gegenüber liegend findet sich eine weitere Zellanhäufung (*l*), welche Salensky gleichfalls auf das Ectoderm zurückführt und in welcher die erste Anlage des Eläoblasts gegeben erscheint. Jener Theil des Ectoderms, welcher mit der Placentaanlage in Contact steht, zeichnet sich schon jetzt durch die Grösse und Höhe seiner Zellen aus (*x*). Es ist diess die Anlage jener Lamelle, welche in die Bildung des sogenannten Daches der Placenta eingeht.

Wenn so schon die Grundzüge der Organisation des Salpenembryos vorgezeichnet erscheinen, so treten dieselben in dem folgenden Stadium (Fig. 800) noch deutlicher zu Tage durch die Entwicklung der Höhlensysteme des Körpers. Indem die innere Zellmasse von dem Ectoderm sich abtrennt, wird die hier entstehende und sich allmählich erweiternde Spalte zur Anlage der primären Leibeshöhle (*l*). In ähnlicher Weise kommt im Inneren der Entodermzellmasse eine Aushöhlung zu Stande, in welcher wir die erste Anlage des Darmlumens, speciell der Athemhöhle (Pharynx) erkennen (Fig. 800 *d*). Diese Höhle ist bei

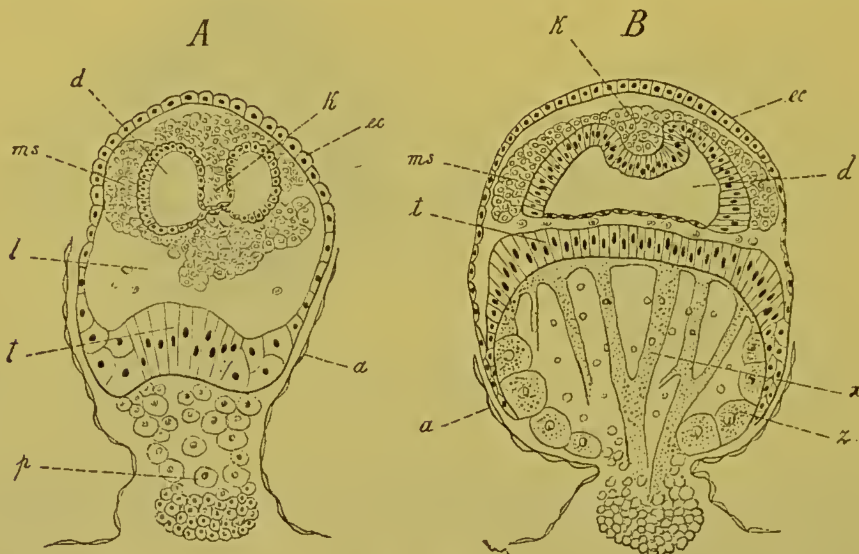


Fig. 800. Querschnitte durch zwei Embryonalstadien von Salpa democratica-mucronata. (Schemata nach eigenen Präparaten.)

a äussere Brutsacklamelle, *d* Anlage des Darmkanals, *ec* Ectoderm, *k* Anlage der Kieme, *l* primäre Leibeshöhle, *ms* Mesoderm, *p* Anlage der Placenta (Follikelrest), *t* verdickte Ectodermlamelle, aus welcher das sog. Dach der Placenta hervorgeht, *x* Gewebe der Placenta, *z* randständige, grosse Zellen des Placentagewebes.

ihrem ersten Auftreten aus zwei lateralen Theilen zusammengesetzt, welche in der Medianebene nur durch eine schmale Verbindung zusammenhängen (Fig. 800 *A*). Der zwischen den beiden Hälften der Darmhöhle von der Dorsalseite hereinragende Wulst muss als die erste Anlage der Kieme betrachtet werden (Fig. 800 *B*, *k*). Letztere trennt sich von der Darmanlage ab, indem sich zwischen ihr und dem Ectoderm die Cloakenhöhle ausbildet, mit welcher die beiden nach oben ragenden seitlichen Divertikel des Pharynxraumes sich verbinden. Die Cloakenhöhle der Salpen wird von Todaro (No. 113) auf eine Ectodermeinstülpung zurückgeführt. Die Kieme, welche ursprünglich einen soliden Zellwulst darstellt, wird in späteren Stadien in ein Rohr umgewandelt, indem die inneren Zellen zu Blutkörperchen sich umbilden und in den Blutstrom gelangen.

Bevor wir auf die übrigen Veränderungen im Bereiche des Embryos näher eingehen, müssen wir die Rückbildung des Brutsackes und die Entwicklung der Placenta ins Auge fassen. Nach der oben geschilderten Degeneration der inneren Brutsacklamelle ist der Embryo nur mehr von dem sehr dünnen Epithel der äusseren Brutsacklamelle (Fig. 799 *B*, *a*), welche nur aus einer differenten Parthie des Athemhöhlenepithels der Mutter besteht, umhüllt. Diese äussere Brutsacklamelle kann der weiteren Vergrösserung des Embryos nicht folgen. Sie zerreisst an jener Stelle, an welcher ursprünglich die Oviductmündung bestand, und zieht sich über den Embryo nach unten zurück (Fig. 800). Der Embryo, welcher ursprünglich im Follikel lag (Fig. 798 *A*), später in den erweiterten Oviduct vorrückte (Fig. 798 *B*), wird durch diese Zurückziehung der äusseren Brutsacklamelle in die Athemhöhle der Mutter hinein geboren, in welcher er von nun an frei vorliegt.

Wir haben (pag. 1340) gesehen, dass der unteren Fläche des Embryos eine compacte Zellmasse (Fig. 799 *p*) anhaftet, welche die erste Anlage der Placenta darstellt und auf das umgewandelte Zellmaterial des Eifollikels zurückzuführen ist. Die äussere Brutsacklamelle zieht sich nun auch über diese Zellmasse vollständig zurück, um schliesslich als ein trichterförmig eingeschnürter Ringwulst die Verbindung der Placentaanlage mit dem Mutterthiere zu vermitteln (Fig. 801 *a*). Die Placentaanlage würde nach erfolgter Zurückziehung der äusseren Brutsacklamelle blossliegen, wenn nicht eine dünne Ectodermlage (Fig. 801 *ec*) des Embryos, der Zurückziehung des Brutsackes folgend, dieselbe von aussen umhüllte. Durch diese Umwachsung der Placenta mit einer Ectodermlamelle, welche von Salensky nicht beobachtet wurde, von deren Vorhandensein wir uns aber deutlich überzeugen konnten, wird die Placenta gleichsam dem Embryo incorporirt. Die Placenta erscheint sodann ringsum von einer Kapsel, welche dem Ectoderm des Embryos entstammt, umhüllt. Die Seitenwände dieser Kapsel sind durch die ebenerwähnte dünne Lamelle gebildet, die obere Wand oder das sog. Dach der Placenta (Fig. 800 *t*) dagegen von jener mächtigen Ectodermschicht, deren Entstehung wir oben (pag. 1342) verfolgt haben. Nach unten besitzt die ectodermale Kapsel der Placenta eine Oeffnung, durch welche die Placentarhöhle mit dem Blutgefässsystem der Mutter communicirt. Die Placentarhöhle entsteht in der Form von Lücken oder Spalten, welche im Bereiche des Placentagewebes auftreten und dasselbe auflockern. Die ursprünglich compact liegenden Zellen des Placentagewebes wandeln sich nun zum Theil in eine der ectodermalen Kapsel anliegende Schicht grosser, succulenter Zellen, zum Theil in ein granulirtes, die Höhle der Placenta durchziehendes Trabekelwerk um (Fig. 800 *B*, 801 *x* und *z*). Es geht hieraus hervor, dass, wie bereits Leuckart (No. 98) ganz richtig hervorgehoben hat, die Höhle der Placenta mit dem Blutgefässsystem der Mutter, niemals aber mit der Leibeshöhle des Embryos in Communication steht. Von letzterer ist sie stets durch die continuirliche ectodermale Kapsel der Placenta getrennt. Wir stellen uns hier auf Grund eigener Untersuchungen in Gegensatz zu der Angabe Salensky's, nach welcher die Placentarhöhle als ein Theil der Leibeshöhle des Embryos angelegt wird.

Die Placenta vermittelt die Ernährung des Embryos. In späteren Stadien gewinnt sie an Selbstständigkeit, indem ihre Verbindung mit dem Embryo sich einschnürt (Fig. 803). Diese Insertionsstelle der Placenta liegt an der Ventralseite des Embryos zwischen beiden Endostylfalten. Bei der Trennung des Embryos von der Mutter bleibt die

Placenta an dem Embryo hängen. Noch lange kann man an freischwimmenden Solitärformen den Rest der Placenta als ein kleines, in der Mantelsubstanz eingeschlossenes, gestieltes Körperchen erkennen (LEUCKART). Nach LEUCKART wird die Wunde, welche in der Wand der mütterlichen Athemhöhle bei der Abtrennung des Embryos entsteht, durch die Ueberbleibsel des Brutsackes geschlossen, welche noch eine Zeit lang als eine Art Corpus luteum erkennbar bleiben. Der Embryo wird durch die Cloakenöffnung der Mutter geboren.

Hand in Hand mit der Ausbildung der Placenta wird die definitive Körpergestalt des Embryos zur Entwicklung gebracht. Derselbe zeigte anfangs die Gestalt eines in die Athemhöhle der Mutter vorragenden Zapfens (Fig. 799), wobei die Hauptaxe dieses Zapfens der späteren dorsoventralen Dimension entsprach. Der Embryo streckt sich nun in senkrechter Richtung zu dieser Axe (Fig. 801) nach der Dimension seiner späteren Längsaxe. Er nimmt bald die Gestalt einer Walze und nach Entwicklung des **Cellulose-Mantels** die eines vierkantigen Prismas an. Die Mantelsubstanz wird ganz auf die oben für die Ascidien (pag. 1284)

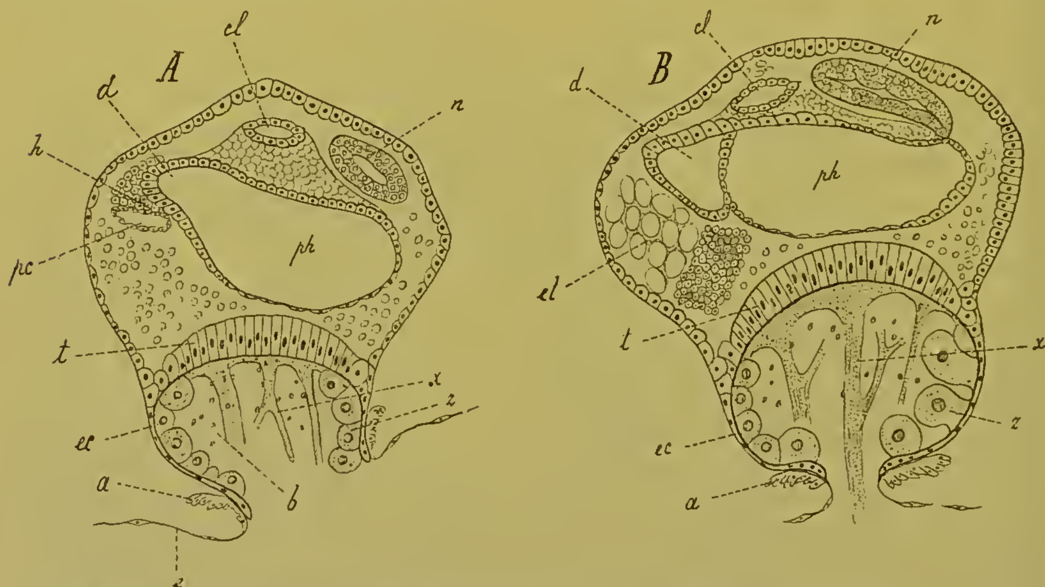


Fig. 801. Längsschnitte durch zwei spätere Embryonalstadien von Salpa democratica-mucronata (nach SALENSKY, etwas abgeändert).

a zurückgezogene äussere Brutsacklamelle, *b* Blutsinus innerhalb der Placenta, *cl* Cloake, *d* Anlage des Darmkanals, *e* Athemhöhlenepithel der Mutter, *ec* Ectodermüberzug der Placenta, *el* Eläoblast, *h* Herzanlage, *n* Nervensystem, *pc* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynxhöhle, *t* sog. Dach der Placenta, *x* Gewebe der Placenta, *z* randständige Zellen des Placentagewebes.

geschilderte Weise zur Entwicklung gebracht. Sie entsteht an der äusseren Fläche des Ectoderms als eine Ausscheidung, in welche bald einzelne Zellen einwandern. Zum Schlusse werden jene beiden conischen Fortsätze (Fig. 849 pag. 1399) entwickelt, welche für Salpa democratica (Solitärform) charakteristisch sind.

Das Nervensystem haben wir als eine solide Zellwucherung des Ectoderms auftreten sehen. Bald löst es sich von letzterem ab und nimmt, indem in seinem Inneren ein Hohlraum zur Entwicklung kommt, die Gestalt einer durch ihre Grösse und die Dicke ihrer Wandungen ausgezeichneten Blase an (Fig. 801 *n*). Es war schon KOWALEVSKY (No. 96) bekannt, dass diese Blase sich später in die Länge streckt und

durch Einschnürungen undeutlich in drei hinter einander folgende Abtheilungen zerfällt, welche mit den primären Hirnblasen der Wirbelthierembryonen eine gewisse Aehnlichkeit aufweisen (Fig. 801 *B*, *n*). Die vorderste dieser drei Hirnblasen tritt mit ihrem vordersten Ende in innige Verbindung mit der entsprechenden Stelle des Athemhöhlenepithels, und hier vollzieht sich später ein Durchbruch, so dass die Neuralhöhle mit der Athemhöhle communicirt. Der so gebildete Kanal ist die erste Anlage der späteren Flimmergrube (Fig. 803 *fl*). Während dieses Organ sich immer mehr entwickelt, verdicken sich die Wände der Ganglienblase; dieselbe verkürzt sich, ihr Lumen verschwindet, und so geht allmählich die blasenförmige Anlage in das definitive Ganglion des Embryos über. Ein von dem letzteren nach der Dorsalseite sich erhebender zapfenförmiger Vorsprung, auf welchem an drei Stellen Pigmenthäufungen auftreten, stellt die Anlage des Auges dar.

Genaueres über die Entwicklung der **Augen** ist neuerdings durch M. Metcalf (No. 99), sowie durch Bütschli (No. 94) bekannt geworden. Die Augen erscheinen nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern auch bei der Solitärform und Kettenform derselben Art in verschiedener Ausbildung. Nach Bütschli ist die einfachste Form des Salpenauges gegeben in einer hügelförmigen Vorwölbung des Gehirns (Fig. 802 *A*), welche entsprechend der Wölbung des Hügels stäbchentragende Sehzellen erkennen lässt, während die Seiten der Vorwölbung von Pigmentzellen eingenommen sind. An diesem Auge sind sonach die Stäbchen der Lichtquelle direkt zugewendet. Bei anderen Formen differenzirt sich die Augenanlage in drei Parthien, welche entweder hufeisenförmig vereinigt bleiben oder drei vollständig von einander getrennte Augen darstellen, von denen ein unpaares medianes die ursprünglichen einfachen Verhältnisse beibehält (Fig. 803 *B*, *a*), während die beiden seitlichen durch eine Drehung der Retinazellen zu inversen Augen umgewandelt werden (*b*). Bütschli homologisirt unter der Annahme einer nicht zur Beobachtung kommenden Augenblase das mediane, nicht invertirte Auge mit dem Scheitelauge der Wirbelthiere und die seitlichen invertirten Augen mit dem paarigen Auge der Vertebraten. Es muss hier erwähnt werden, dass das Auge der Ascidienlarven sich durch den Umstand, dass seine Stäbchen gegen die Gehirnhöhle gerichtet sind, direct an die Verhältnisse des paarigen Wirbelthierauges anschliesst. Vgl. die Einwendungen M. Metcalf's (No. 99a) und Göppert (No. 94a).

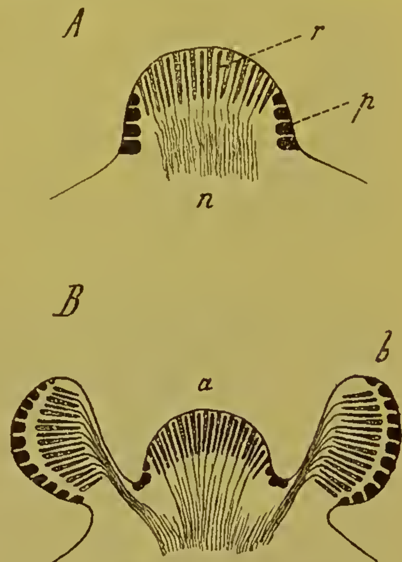


Fig. 802. Schematische Darstellung des Salpenauges (nach Bütschli).
A Typus des einfachen Salpenauges.
B Typus des dreitheiligen Salpenauges.
a mediane Parthie, *b* laterale Parthie des dreitheiligen Auges, *n* Nervenfasern, *p* Pigmentzellen, *r* Retina.

Die erste Anlage des Pharynx, sowie die Entwicklung der Kieme haben wir bereits oben (pag. 1342) besprochen. Die Wand der Pharynxhöhle wird durch ein einfaches Epithel gebildet, dessen Zellen cubische oder mehr abgeplattete Form besitzen. Die Anlage des Endostyls (Hypo-

branchialrinne) zeigt sich in der Gestalt paariger, ursprünglich weit von einander abstehender Falten (Fig. 803 *es*) dieses Epithels, welche erst später näher an einander rücken und dann die in der ventralen Mittellinie von den Flimmerbögen bis in die Nähe des Oesophaguseinganges hinziehende Hypobranchialrinne begrenzen. Als ähnliche Erhebungen entstehen auch die Anlagen der Flimmerbögen, welche von dem Vorderende des Endostyls den Eingang der Athemhöhle umgreifend gegen das vordere Ende der Kieme verlaufen. Erst in späten Stadien treten die Anlagen der **Ingestions- und Egestionsöffnung** (Fig. 803 *i* und *e*) in der Form querer Ectodermeinsenkungen auf, welche gegen die Athemhöhle durchbrechen. Die Anlage der Egestionsöffnung (Cloakenöffnung) liegt ursprünglich fast in der Mitte der Dorsalseite des Körpers (Fig. 803). Später rückt sie unter gleichzeitiger Verkleinerung des als Nucleus bezeichneten Körperabschnittes weiter nach hinten.

Die Anlage des **Darmkanals** im engeren Sinne (Fig. 801 *B*, *d*) stellt ursprünglich ein nach hinten gerichtetes Divertikel der Athemhöhle dar. Später wird dieser Blindsack durch zwei von unten her einschneidende Falten in drei Räume getheilt (Fig. 803 *oe*, *m*, *ed*), von denen der vorderste als Anlage des Oesophagus bezeichnet werden muss, während der hinterste die Enddarmanlage darstellt. Der mittlere Abschnitt ist die Anlage des Magenblindsackes. Der Enddarm (Intestinum) krümmt sich nach links und oben, um mit seinem blinden Ende die Cloakenwand zu erreichen, an welcher Stelle später der Durchbruch der sog. Afteröffnung stattfindet.

Wir haben gesehen, dass das Mesoderm (Fig. 800 *B*, *ms*) in der Form zweier Lamellen, welche dem Entoderm dicht anliegen, die Seitenwände der Athemhöhle umgreift. Aus diesen Lamellen gehen nach Leuckart die **Muskelreifen** hervor, indem zunächst durch eine im Bereiche dieser Lamellen auftretende Fensterbildung die den einzelnen Muskelreifen entsprechenden Mesodermbänder von einander getrennt werden. Später wird dann in diesen letzteren die quergestreifte contractile Substanz abgelagert. Auch das **Herz** verdankt nach Salensky seine Entstehung dem Mesoderm, und zwar der an der rechten Körperseite gelegenen Mesodermlamelle, welche sich über das hintere Ende der Athemhöhlenwand nach hinten fortsetzt und daselbst ein Säckchen (Fig. 803 *p*) zur Ausbildung bringt, in welchem wir die erste Anlage des Pericardialsäckchens erkennen. Ein von der verdickten Dorsalwand des Säckchens sich gegen das Lumen desselben einstülpender, anfangs solider Wulst, welcher sich später aushöhlt, stellt die Anlage des eigentlichen Herzens dar, dessen Entwicklungsweise sich demnach durchaus der oben (pag. 1295) für die Ascidien geschilderten anschliesst. Die Blutgefässe entstehen anscheinend als Lückenräume innerhalb jenes gallertigen Bindegewebes, welches in späteren Stadien die primäre Leibeshöhle erfüllt. Es ist zu erwähnen, dass bei den Salpen, wie besonders Todaro hervorhebt und abbildet, die Blutgefässe durchaus mit einer zelligen Intima ausgekleidet erscheinen (vgl. Fig. 794 *B*, *b*). Es würden hiernach die Salpen zu den Ascidien, denen nach Van Beneden und Julin (vgl. oben pag. 1290, 1296) eine solche Intima fehlen soll, in einen Gegensatz treten.

Der **Eläoblast** (Fig. 803 *eb*), dessen Anlage wir oben (pag. 1342) erwähnt haben, erreicht erst in den späteren Stadien des embryonalen

Lebens seine vollkommene Ausbildung, um nach der Geburt des Embryos einer allmählichen Atrophie anheimzufallen. Er stellt eine Zellmasse dar, deren grosse, polygonale Zellen mit Reservenahrungsstoffen erfüllt sind. Die auffallende Uebereinstimmung, welche der sich rückbildende Larvenschwanz von Doliolum (vgl. oben pag. 1311) mit dem Eläoblast aufweist, bestimmte SALENSKY, dies seiner Bedeutung nach räthselhafte Organ als Homologon des Schwanzes und der Chorda der Ascidienlarven in Anspruch zu nehmen. Der Umstand jedoch, dass der Eläoblast, wie wir sehen werden, auch in den Knospen der Salpen und Pyrosomen zur Anlage kommt, steht dieser Deutung allerdings wenig günstig gegenüber. Physiologisch ist der Eläoblast wahrscheinlich (mit LEUCKART) als ein vorläufiges Depot von Nahrungsstoffen zu betrachten, welche während der Entwicklung des Embryos allmählich verbraucht werden.

An den weiter ausgebildeten Embryonen lässt sich bereits die erste Anlage des **Stolo prolifer** (Fig. 803 *st*) erkennen. Dieselbe besteht zunächst in einem Divertikel der Pharynxwand, welches seiner Lage nach dem hinteren Ende des Endostyls entspricht und sich gegen die linke Körperseite wendet. Bald wird entsprechend diesem Entodermdivertikel auch das Ectoderm vorgebuchtet. Der Raum zwischen beiden Schichten füllt sich nach SEELIGER (No. 105) mit Mesenchymzellen, so dass dann der kurze zapfenförmige Stolo aus drei Keimschichten besteht (vgl. unten pag. 1399 ff.).

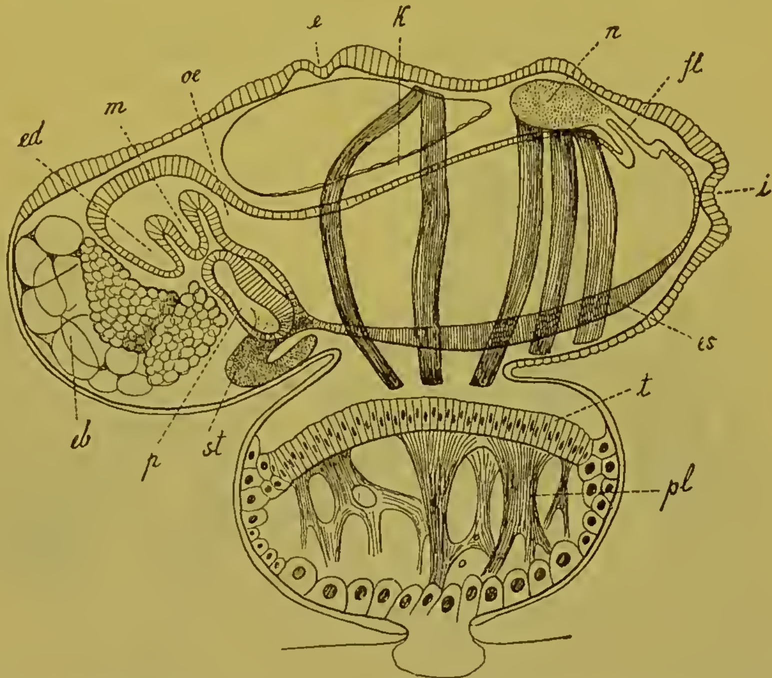


Fig. 803. Späteres Embryonalstadium von Salpa democratica-mucronata (nach SALENSKY).
e Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *fl* Flimmergrube, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Magendivertikel, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialsack, *pl* Placenta, *st* Stolo prolifer, *t* sog. Dach der Placenta.

B. Formen mit Faltenhülle.

Die Entwicklung der hierher gehörigen Formen (S. [Cyclosalpa] pinnata, S. africana-maxima, S. fusiformis, S. punctata) unterscheidet sich in vielen wesentlichen Punkten von derjenigen der S. democratica-mucronata. Die Hauptunterschiede bestehen in der Entwicklung einer äusseren Faltenhülle, welche nach Rückbildung des primären (auch bei S. democratica-mucronata vorhandenen) Brut-

sackes einen secundären Brutsack darstellt, und in der eigenartigen Entwicklung der Placenta. Auch der Organentwicklung scheint hier ein anderer Typus zu Grunde zu liegen. Unter sich scheinen diese Formen ziemlich übereinzustimmen. Wenngleich sie bereits von vielen Forschern, vor Allem von Todaro, Barrois und Salensky auf ihre Entwicklung studirt wurden, so sind doch unsere Kenntnisse derselben womöglich noch lückenhafter, als dies für S. democratica-mucronata der Fall ist. Wir halten uns in unserer Schilderung vorwiegend an S. pinnata, der verhältnissmässig am besten bekannten Form.

Gehen wir bei der Betrachtung der Embryonalentwicklung von S. pinnata von dem Stadium der Fig. 804 *A* aus, so treffen wir hier Verhältnisse, welche sich den für S. democratica-mucronata geschilderten ziemlich enge anschliessen. Der Embryo besteht aus grossen und kleinen Zellen. Von diesen sind die grossen (*b*), deren Plasma einen eigentümlichen Zerfall in polygonale Theilstückchen aufweist, wohl als directe Abkömmlinge der Blastomeren zu betrachten. Sie scheinen sich wenig zu vermehren und bleiben bis in die Stadien der beginnenden Organ-

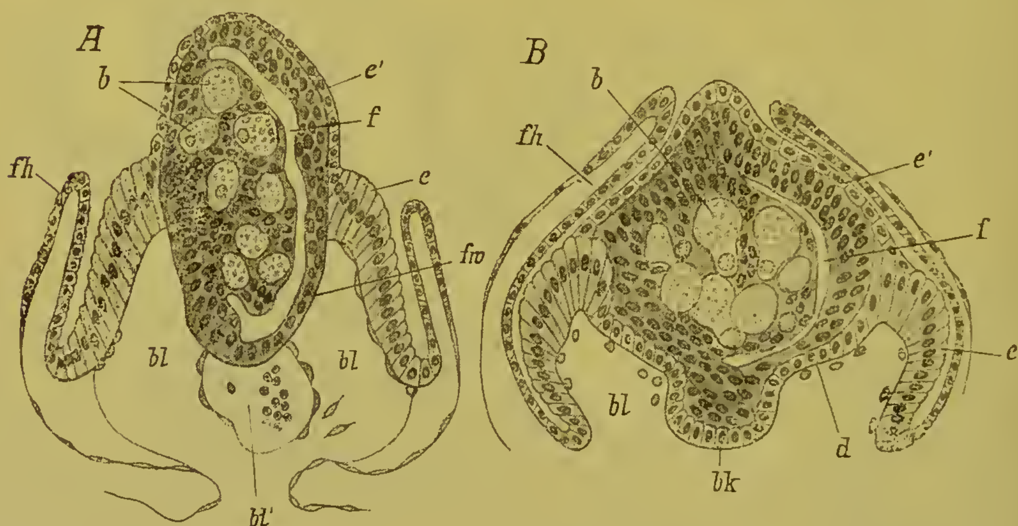


Fig. 804. Zwei Entwicklungsstadien von Salpa pinnata (nach Salensky), im Anschlusse an Fig. 797 *B*.

b Blastomeren, *bk* sog. Blutknospe, *bl* Bluträume der Placenta, *bl'* medianer Blutsinus, *d* sog. Dach der Placenta, *e* unterer Theil des Epithelhügels, später als Placentarmembran bezeichnet, *e'* oberer Theil des Epithelhügels, nach Salensky Ectodermkeim, *f* Follikelhöhle, *fh* Faltenhülle, *fw* Follikelwand.

entwicklung im Embryo erkennbar (vgl. Fig. 806 *A, b*). Ihre Bedeutung und ihre weiteren Schicksale sind nicht aufgeklärt. Die zahlreichen kleinen Zellen, welche die grösste Masse des Embryos ausmachen, werden von Salensky sämmtlich auf eingewanderte Follikelzellen bezogen, während wir mit Todaro annehmen dürfen, dass sie zum Theil aus Embryonalzellen, welche von den Blastomeren stammen, zum Theil aus eingewanderten Follikelzellen bestehen. Letztere gehen zu Grunde, während erstere an dem Aufbau des Embryos wesentlich betheiligt sind (vgl. oben pag. 1338).

Der Embryo liegt in einem Sacke (Fig. 804 *A*, *fw*), welcher aus der Vereinigung des Follikels mit dem erweiterten Oviducte hervorgegangen ist. Die Wandung dieses Sackes haben wir bei S. demo-

cratica-mucronata als innere Brutsacklamelle bezeichnet. An dem hinteren Ende dieses Sackes macht sich bei den in Rede stehenden Formen sehr bald eine sich immer schärfer sondernde Verdickung (Fig. 804 *B*, *bk*) geltend, welche wir auf die umgewandelte Follikelwandung zurückführen dürfen. Während diese Verdickung bei S. democratica-mucronata die Grundlage für die gesammte Placenta bildet, liefert sie bei S. pinnata und den verwandten Formen nur einen verhältnissmässig kleinen Theil der Placenta, welcher sich nicht höher entwickelt, sondern in den späteren Stadien in seine Elemente auflöst, die dem Blutstrome der Mutter (oder des Embryos?) beigemischt werden. Es wird dieser Theil als blutbildende Knospe (bottone ematogene, Todaro) bezeichnet (Fig. 804 *B*, 805 *bk*).

Der Embryo füllt die Höhle des Brutsackes (Fig. 804 *f*) fast vollkommen aus. Er erscheint an einer Seite der inneren Brutsacklamelle angewachsen. Nach Salensky soll diese Seite der späteren hämalen Körperseite entsprechen, so dass schon in diesen Stadien eine Orientirung des Embryos möglich ist.

Die äussere Lamelle des Brutsackes (Fig. 804 *e* und *e'*) entstammt jener verdickten, durch den im Innern befindlichen Embryo vorgetriebenen Parthie des mütterlichen Athemhöhlenepithels, welche von Salensky als Epithelialhügel (vgl. oben pag. 1334) bezeichnet worden ist. Wir können an derselben bald zwei Parthien unterscheiden.

Die obere Hälfte (*e'*), welche den grössten Theil des Embryos bedeckt, besteht aus ziemlich kleinen, niedrigen Zellen, während die untere (*e*) aus hohen, cylindrischen Zellen zusammengesetzt erscheint. Dieselbe liefert später die Seitenwände der Placenta. Sie wurde als Membrana placentalis oder germoblastica (Todaro) bezeichnet.

Entsprechend der Scheidung der äusseren Brutsacklamelle in eine obere und untere Hälfte kann man eine gleiche Trennung an der inneren Brutsacklamelle, welche das umgewandelte Epithel des Oviducts und Follikels darstellt, unterscheiden. Von diesen verbindet sich die untere (Fig. 804 *B*, *d*) mit der Placentarmembran (*e*), mit welcher sie an dem Rande, welcher zu einem Randwulst verdickt erscheint, verwächst. Sie wird auf diese Weise zu dem Dache der Placenta (Fig. 805 *A*, *dp*) in dessen Mitte die blutbildende Knospe befestigt ist. Die Placenta stellt demzufolge ein Hohlgebilde dar, dessen Seitenwand (Placentarmembran Fig. 805 *A*, *mp*) von dem Epithelialhügel, dessen Dach (*dp*) von der inneren Brutsacklamelle geliefert ist. Die blutbildende Knospe (*bk*) hängt von dem Dache der Placenta in die Placentarhöhle hinein. Letztere ist von mütterlichen Bluträumen (*bl*) erfüllt. Salensky unterscheidet in derselben zwei mit einander communicirende Blutsinusse, von denen einer das Blut zuführt, während der andere das Blut ableitet. Zwischen beiden befindet sich ein dritter, in der Umgebung der blutbildenden Knospe gelegener Gefässraum (Fig. 804 *A*, *bl'*), dessen Beziehungen und Bedeutung unbekannt sind.

Die Placenta, deren Entstehung wir nun verfolgt haben, erscheint an der Basis eingeschnürt (Fig. 805), in ihrem oberen Theile dagegen erweitert; sie bildet auf diese Weise ein gestieltes Suppositorium, auf dessen oberer Fläche der Embryo aufruht. Später wird sie mehr sattelförmig, indem die zu den Seiten des Embryos gelegenen Parthien nach oben vorwachsen. Daher kommt es, dass dann an Horizontalschnitten (Fig. 806) durch den Embryo die Placenta (*p*) nur in dessen Seitentheilen getroffen erscheint. Wir werden sehen, dass wir über die eigentlichen Beziehungen des Embryos zur Placenta noch sehr im Unklaren sind.

Während auf diese Weise der primäre Brutsack wesentlichen Veränderungen unterliegt, wächst gleichzeitig von der Basis des Epithelialhügels eine Falte empor (Fig. 797 *B*, pag. 1338, Fig. 804 *fh*), welche die Placenta und den Embryo vollständig überwächst (Fig. 805 *f*) und so einen neuen, den secundären Brutsack liefert, eine Bildung, welche bei S. democratica-mucronata vollständig fehlt. Wir bezeichnen dieselbe als Faltenhülle. Dieselbe wächst nach oben in zwei Lappen aus, welche niemals mit einander verschmelzen, sondern eine langgestreckte Spalte zwischen sich frei lassen. Durch diese Oeffnung der Faltenhülle tritt der Embryo schliesslich aus derselben heraus. Die Gestalt der beiden Lappen ist bei den einzelnen Arten von charakteristischen Verschiedenheiten. Sie bilden bei S. africana-maxima einen halbkreisförmigen, längs der Medianlinie hinziehenden Kamm (quer durchschnitten in Fig. 808 *c*). Letzterer ist bei S. fusiformis rechteckig abgestutzt. Bei S. pinnata und punctata dagegen fehlt ein solcher Kamm.

Wir haben gesehen, dass es die unteren Theile des primären Brutsackes sind, welche in die Bildung der Placenta eingehen. Die obere Hälfte der äusseren und inneren Lamelle des primären Brutsackes bleibt daran unbetheiligt (vgl. Fig. 804 und 805). Ueber das spätere Schicksal dieser Parthien, welche den Embryo haubenförmig bedecken, sind wir noch durchaus im Unklaren. Nach Barrois (No. 87) und Todaro (No. 110) sollen sie abgestossen werden und einem Zerfalle anheimfallen.

Nach Salensky (No. 104) dagegen sollen sie erhalten bleiben und eine innige Verbindung mit dem Embryo eingehen, an dessen Bildung sie weiterhin participiren. Die äussere Lamelle (Fig. 804 *e'*) des primären Brutsackes soll, insoweit sie nicht zur Bildung der Placentarmembran aufgebraucht wird, das Ectoderm des Embryos liefern (Fig. 805 *ec*), daher Salensky die obere aus flachen Zellen bestehende Hälfte der äusseren Brutsacklamelle als Ectodermkeim bezeichnet. Die innere Brutsacklamelle (Fig. 804 *fw*) dagegen, welche auf das umgewandelte Oviductepithel zurückzuführen ist, soll mit jenem Theile, der nicht auf die Bildung des Daches der Placenta verwendet wird, zum grössten Theile Mesodermgewebe des Embryos liefern (Fig. 805); doch sollen auch die Darmanlagen in dieser Schicht ihren Ursprung nehmen. Wir müssen gestehen, dass wir diesen Angaben sceptisch gegenüberstehen. Es würde dann der Embryo aus discreten Anlagen, welche verschiedenen Theilen des mütterlichen Körpers entstammen, zusammenwachsen. Das Athemhöhlenepithel der Mutter würde das Ectoderm des Embryos liefern, der Oviduct einen Theil des Mesoderms und die Darmanlagen, während der Rest den eingewanderten Follikelzellen entstammen würde (nach Salensky sollen die Blastomeren keinen Antheil an dem Aufbau des Embryos nehmen, vgl. oben pag. 1338). Wir sind geneigt, hier Irrthümer der Beobachtung oder der Deutung anzunehmen.

Es folgt nun in unserer Kenntniss der Entwicklung der hier zu behandelnden Salpenarten eine beträchtliche Lücke, welche die Entwicklung der Keimblätter[1]) und der ersten Organanlagen umfasst. Wenigstens ist es uns unmöglich, aus den bisherigen, äusserst fragmentarischen Angaben der Autoren über die genannten Stadien ein anschauliches Bild der in Rede stehenden Entwicklungsprocesse zu gewinnen, welches sich auch nur einigermassen mit den über Tunicatenentwicklung und über die Entwicklung anderer Thiere sonst bekannt gewordenen Thatsachen in Ueber-

[1]) Besonderes Gewicht bezüglich der Keimblätterbildung der Salpen ist auf ein von Barrois (No. 87) beobachtetes „Gastrulastadium“ zu legen, welches eine von der unteren, der Placenta zugewendeten Seite des Embryos sich entwickelnde Einstülpung erkennen lässt.

einstimmung bringen liesse. Wir sind geneigt, die ebenerwähnten Ansichten SALENSKY's, welche uns zu gewagt erscheinen, als dass wir dieselben unserer Darstellung zu Grunde legen möchten, auf das Vorhandensein dieser empfindlichen Beobachtungslücke zurückzufüren.

In dem nächsten Stadium, mit welchem wir wieder einigermassen gesicherten Boden betreten (Fig. 805 *A*), finden wir bereits die wichtigsten Organanlagen zur Ausbildung gekommen. Dieses Stadium ist charakterisirt durch das Auftreten einer Höhle, welche wir nach ihren Beziehungen zu den Organanlagen (entsprechend dem für S. democratica-mucronata geschilderten Verhalten) als Leibeshöhle bezeichnen dürfen, und in welche die Organanlagen, die nur an der oberen Fläche des Embryos befestigt erscheinen, in der Form von Kolben hineinhängen. Nur die Pericardialanlage (*pc*) zeichnet sich durch das Vorhandensein einer zweiten unteren Verbindung aus.

Die erwähnte Höhle wird von SALENSKY als secundäre Follikularhöhle bezeichnet. Da nach diesem Autor nur ein Theil der inneren Organ-

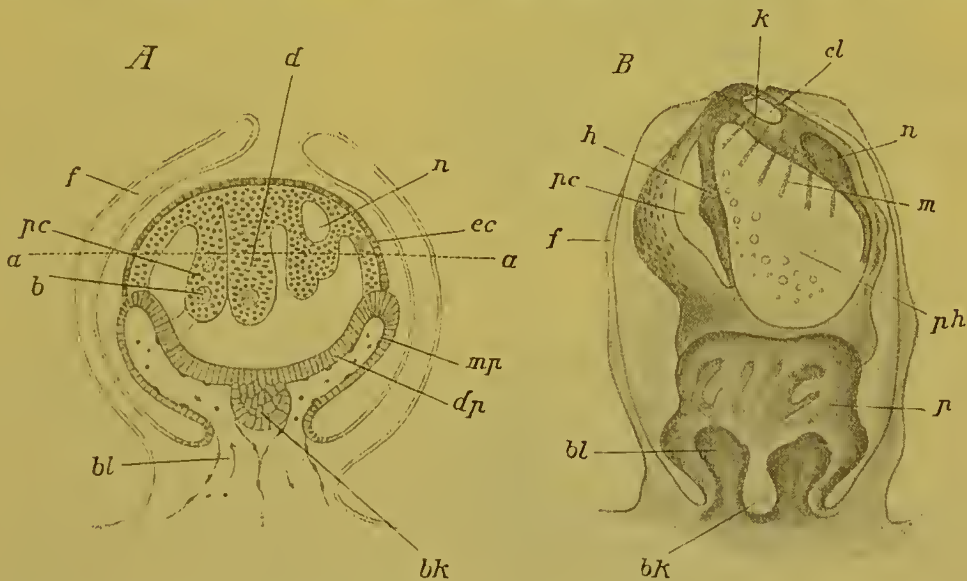


Fig. 805. Zwei Entwicklungsstadien von Salpa pinnata (nach SALENSKY).
A Schematischer Medianschnitt eines jüngeren Stadiums, combinirt nach verschiedenen Abbildungen SALENSKY's.
B älteres Stadium.
b sog. Blastomeren, *bk* sog. Blutknospe, *bl* Bluträume der Placenta, *cl* Cloakenhöhle, *d* Darmanlage, *dp* Dach der Placenta, *ec* Ectoderm, *f* Faltenhülle, *h* Herzanlage, *k* Kieme, *m* Muskelreifen, *mp* Placentarmembran, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Placenta, *pc* Pericardanlage, *ph* Pharynxhöhle.

anlagen (Nervensystem und Pericardialanlage) von der inneren Embryonalzellmasse gebildet wird, die Körperwand des Embryos dagegen (sammt den Darmanlagen) auf die Wandung des primären Brutsackes zurückgeführt wird, so hat diese Höhle für SALENSKY ganz dieselben Beziehungen, wie die ursprüngliche Höhle des primären Brutsackes (*f* in Fig. 804). Letztere, von SALENSKY als primäre Follikularhöhle bezeichnet, soll in jenen wenig bekannten Stadien, welche den Uebergang zu dem vorliegenden Stadium vermitteln, vollständig verschwinden, um durch die an derselben Stelle erscheinende secundäre Follikularhöhle ersetzt zu werden.

Die Leibeshöhle (secundäre Follikularhöhle SALENSKY's) trennt die Organanlagen von der Körperwand. An letzterer können wir jetzt eine

äussere Schicht, das Ectoderm (Fig. 805 *A*, *ec*), und eine innere Schicht unterscheiden, deren Zellen dazu bestimmt sind, in die Leibeshöhle einzuwandern und dieselbe mit einem Mesenchym zu erfüllen. Wir werden in derselben daher einen Theil der Mesodermanlage erkennen dürfen.

Wenden wir uns, um über die Lagebeziehungen der Organanlagen Aufschluss zu erlangen, zu der Betrachtung von Horizontalschnitten (Fig. 806), so erkennen wir an denselben eine merkwürdige, kreuzförmige Configuration, an welcher die Darmanlage (*d*) den Querbalken des Kreuzes, die Nervenanlage (*n*) und Pericardialanlage (*pc*) den Längsbalken repräsentirt. Es ist ein für die in Rede stehenden Salpenformen charakteristisches Verhalten, dass die Darmanlage (*d*) ursprünglich hauptsächlich nach der queren Richtung ausgebildet erscheint. Gleichzeitig lässt sich erkennen, dass die Entwicklung der Darmanlage (des Pharynx) anfangs vorwiegend in den seitlichen Theilen der Anlage stattfindet, so dass wir von einer paarigen, in der medianen Region nur schwach zusammenhängenden Anlage des Pharynx sprechen können. Nach SALENSKY sollen die ersten erkennbaren Anlagen dieses Organsystems in vollständig getrennten paarigen Zellansammlungen gegeben sein, welche der Wand des primären Brutsackes (Wand des Follikels) angehören (?). In ähnlicher Weise kommt auch bei Salpa democratica-mucronata die Anlage der Athemhöhle in der Form paariger Hohlräume zur Entwicklung (vgl. oben pag. 1342). Wir können an der Darmanlage zwei Schichten unterscheiden: eine innere, aus hohen Cylinderzellen bestehende (Entoderm) und eine äussere sog. Darmdeckschicht (*d'*), in welcher noch einzelne grössere Blastomeren (Darmblastomeren *b* in Fig. 806 *A*) zu erkennen sind und welche wir vielleicht dem Mesoderm zurechnen dürfen.

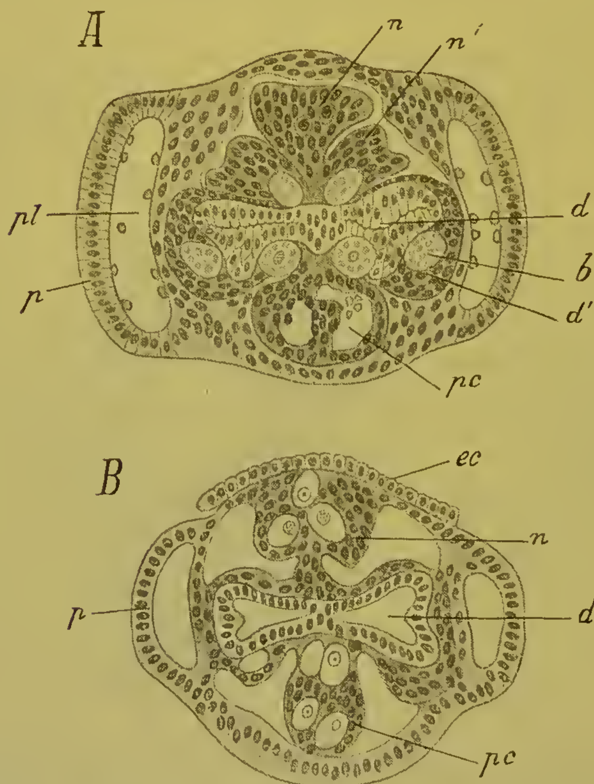


Fig. 806. Horizontalschnitte durch zwei Embryonen von Salpa pinnata, in der Richtung der Linie *a a* in Fig. 805 *A* (nach SALENSKY).
b sog. Blastomeren, *d* Darmanlage, *d'* Darmdeckschicht, *ec* Ectoderm, *n* mittlere Parthie der Nervenanlage, *n'* laterale Parthien der Nervenanlage, *p* seitliche Anschnitte der Placenta, *pc* Pericardialanlage, *pl* Bluträume der Placenta.

Die Anlage des Nervensystems hat anfangs im Horizontalschnitte eine merkwürdige dreilappige Gestalt (Fig. 806 *A*). In späteren Stadien erscheint sie einfacher. TODARO (No. 107) hat die paarigen Lappen (*n'*) dieser Anlage als „disco dorsale“ zusammengefasst und dem Meso-

derm zugerechnet. Er erblickt in ihnen eine provisorische, als Homologon der Chordaanlage aufzufassende Bildung. Die Pericardialanlage (*pc*) ist durch die regelmässige Anordnung der in derselben zu erkennenden Blastomeren, welche dieselbe paarweise in zwei Reihen durchziehen, ausgezeichnet. Sowohl die Pericardialanlage, als auch die Nervenanlage ragen in ihrem obersten Abschnitte ein wenig über die Oberfläche des Embryos vor (Pericardialvorsprung und Neuralvorsprung Fig. 807 *n'*). Zwischen beiden Vorsprüngen zieht sich in späteren Stadien eine dorsale Längsrinne hin. Die Bedeutung dieser Bildungen ist bisher nicht näher erkannt.

Der Embryo ist in diesen Stadien der Placenta flach kuchenförmig aufgewachsen (Fig. 805 *A*). Nur seine obere Fläche erscheint von der haubenförmigen Ectodermschicht (*ec*) bekleidet (vgl. Fig. 808 *ec*). Es ist nicht klar zu ersehen, in welcher Weise die basale Abgrenzung des Embryos gegenüber der Placenta zu Stande kommt. Im vorliegenden Stadium erscheint die Leibeshöhle von der Placentarhöhle nur durch jene Lamelle getrennt, welche wir oben als Dach der Placenta (*dp*) bezeichnet haben. Es erscheint aber nicht klar, inwieweit diese Lamelle sich an dem Aufbaue des Embryos betheiligt.

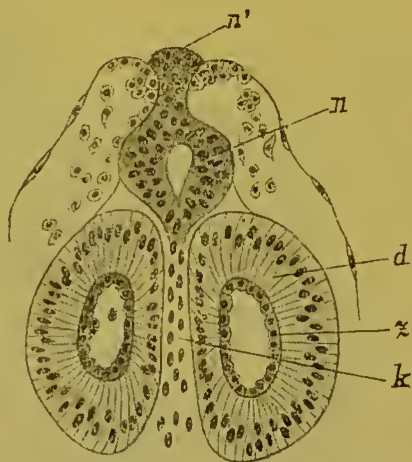


Fig. 807. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Salpa pinnata (nach Salensky).
d die beiden Cloakendivertikel der Darmanlage, *k* Anlage der Kieme, *n* Nervenanlage, *n'* sog. Nervenvorsprung, *z* Zellen im Inneren des Darmlumens.

Die weitere Entwicklung führt zu einem vollkommenen Verschwinden der primären Leibeshöhle, welche in der oben angegebenen Weise von einem Mesenchym (Fig. 809 *ms*) erfüllt wird, dessen Elemente nebst dem Bindegewebe auch den Blutkörperchen, den Körpermuskeln und dem Eläoblast den Ursprung geben. Mit dem weiteren Wachsthum des Embryos tritt vor Allem eine Zunahme nach der Längendimension zu Tage, wodurch der Embryo allmählich der definitiven Gestalt genähert wird, während anfangs die Ausdehnung nach der queren Richtung überwiegend war (vgl. Fig. 805 *B* und 811). Es steht dies besonders mit der Formveränderung und Ausgestaltung der Pharynxhöhle im Zusammenhange. Diese Anlage, welche man als aus zwei durch eine enge Querbrücke verbundenen Säcken bestehend betrachten kann, gewinnt vor Allem an Längenausdehnung. Die Substanzbrücke, welche zwischen den beiden nach oben reichenden Divertikeln der paarigen Athemhöhlenanlage (Fig. 807 *d*, Fig. 809 *cl*) erhalten bleibt, stellt die Anlage der Kieme (*k*) dar, welche, indem die erwähnten Divertikel über dieser Brücke sich vereinigen, von der Dorsalwand der Athemhöhlenanlage losgelöst wird.

Der als Cloakenraum zu betrachtende Theil der Athemhöhle würde nach den Angaben Salensky's demnach nicht aus einer selbstständigen Anlage hervorgehen, sondern durch Divertikelbildung von der Anlage der Pharynxhöhle aus entstehen. Dagegen hat Todaro (No. 113) angegeben, dass bei den Salpen der Cloakenraum vom Ectoderm aus selbstständig angelegt wird, und zwar mit Betheiligung zweier in auf-

einander folgenden Zeiten zur Entwicklung kommender Ectodermeinstülpungen. Es entwickelt sich zunächst an der Rückenseite hinter dem Gehirnbläschen eine Ectodermwucherung, welche sich zu einer Blase aushöhlt. Es ist dies die Anlage der primären Cloakenblase. Dieselbe legt sich seitlich an das Epithel der Athemhöhle (Pharynxraum) an, während sie in der medianen Parthie durch Mesenchymmassen von demselben getrennt bleibt. Die mediane Parthie wird zur späteren Kieme, und in den seitlichen Theilen vollzieht sich später der Durchbruch der beiden grossen Kiemenspalten. Erst nach vollendeter Ausbildung der Kieme entwickelt sich eine zweite Ectodermeinstülpung, unter deren Vermittlung die Oeffnung der Cloakenblase nach aussen (Egestionsöffnung) zu Stande kommt (vgl. über die Entwicklung des Cloakenraums bei S. democratica pag. 1342).

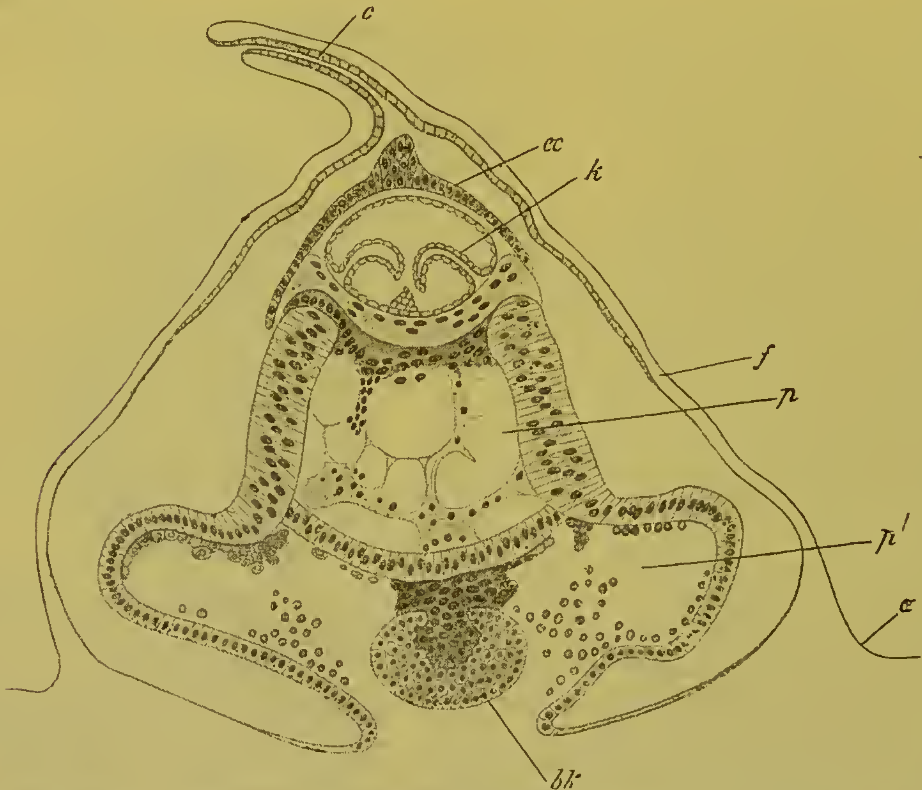


Fig. 808. Querschnitt durch einen Embryo von Salpa africana-maxima nach SALENSKY).

a Athemhöhlenepithel des Mutterthieres, *bk* blutbildende Knospe, *c* Kamm der Faltenhülle, *ec* Ectoderm des Embryos, *f* Faltenhülle, *k* paarige faltenförmige Kiemenanlage, *p* obere Höhle zwischen Placenta und Embryo, *p'* eigentliche Placentarhöhle.

Nach SALENSKY's Angaben sollen für die Entwicklung der Kieme bei den einzelnen Salpenarten beträchtliche Differenzen vorliegen. So soll bei S. africana und S. fusiformis die Kieme durch mediane Verwachsung zweier von den Seitenwänden der Athemhöhle sich erhebender Falten (Fig. 808 *k*) zur Ausbildung kommen. Unsere hierauf bezügliche Abbildung von S. africana dient gleichzeitig zur Illustration einiger anderer dieser Species zukommender Eigenthümlichkeiten. Wir sehen den senkrechten Kamm (*c*) der Faltenhülle (vgl. pag. 1350) im Querschnitte getroffen und bemerken, dass die Verbindung des Embryos mit der Placenta sich hier in anderer

Weise vollzieht, als bei S. pinnata, indem hier zwischen der Basis der Embryonalanlage und dem Dache der Placenta ein grosser Hohlraum (*p*) eingeschoben erscheint, dessen erste Entstehung und Bedeutung noch nicht völlig klar erkannt ist.

Nach SALENSKY soll die Anlage der Pharynxhöhle keine vollständig geschlossene sein, sondern in einem bestimmten Stadium in der Region der Dorsalseite einen Defekt aufweisen, durch welchen Mesenchymzellen in beträchtlicher Zahl in das Innere der Athemhöhle einwandern. Dieselben erfüllen das letztere zum Theil und legen sich der Darmwand von innen an, gehen jedoch später zu Grunde und werden resorbirt (*z* in Fig. 807).

Die Entwicklung des eigentlichen Darmkanals (als Aussackung der Pharynxwand), des Endostyls, sowie der Ingestions- und Egestionsöffnung scheint hier in gleicher Weise wie bei S. democratica-mucronata zu verlaufen (vgl. oben pag. 1346).

Die Anlage des Nervensystems (Fig. 805 *n*), welche wir oben (pag. 1352) in Gestalt eines anfangs im Querschnitte dreilappigen (Fig. 806 *A*, *n*, *n'*), später einfachen Zellstranges (Fig. 806 *B*, *n*) kennen gelernt haben, stellt in späteren Stadien eine schräg von hinten und oben nach vorne und abwärts verlaufende Zellmasse dar, in deren Innerem eine Höhle auftritt, welche vorne mit der Athemhöhle in Communication tritt (Fig. 809). Die der Ausmündungsstelle des Centralkanals zunächst gelegene Parthie stellt die Anlage der Flimmergrube (*f*), das nach hinten und oben gerichtete blinde Ende die Anlage des eigentlichen Ganglions (*n*) dar. Beide Abschnitte werden im Verlaufe der weiteren Entwicklung durch eine auftretende Einschnürung schärfer von einander abgesetzt. Gleichzeitig macht sich im Bereiche der Ganglionanlage eine Segmentirung des Centralkanals derart geltend, dass durch dieselbe — wie dies zuerst von KOWALEVSKY beobachtet wurde — ein Zerfall der Ganglionanlage in drei auf einander folgende Hirnblasen angedeutet erscheint, ein Verhalten, das in ähnlicher Weise bei S. democratica zu erkennen ist (vgl. oben pag. 1344). In späteren Stadien schnürt sich die Gehirnanlage von der Flimmergrube vollkommen ab. Beide Anlagen rücken nun aus

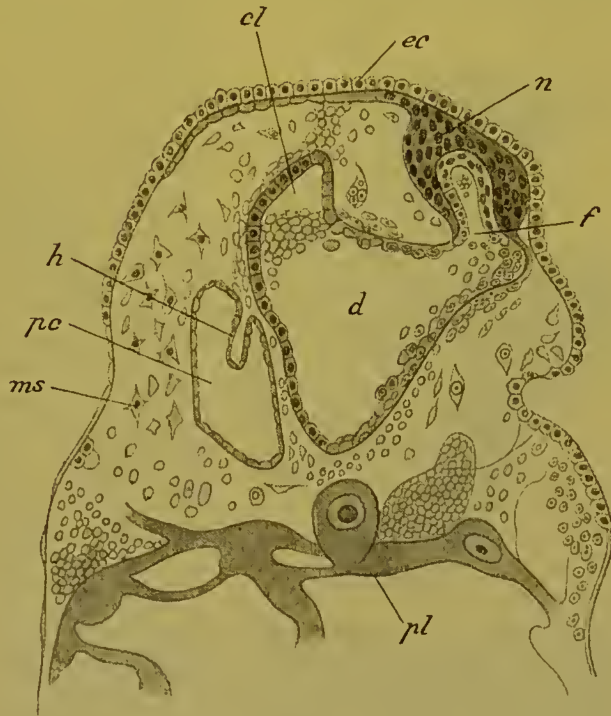


Fig. 809. Medianschnitt durch ein späteres Entwicklungsstadium von Salpa pinnata (nach SALENSKY).
cl Cloakendivertikel der Darmanlage, *d* Darmanlage (Anlage der Athemhöhle), *ec* Ectoderm, *f* Flimmergrube, *h* Herzanlage, *ms* Mesenchym, *n* Ganglion, *pc* Pericard, *pl* Gewebe der Placenta.

einander, scheinen jedoch durch zwei vom Gehirn nach vorne zur Flimmergrube verlaufende Nervenstränge in Verbindung zu bleiben. Die centrale Höhle der Gehirnanlage verschwindet, und das Innere des Ganglions erscheint sodann von Leydig'scher Punktsubstanz erfüllt. Ein gegen die Oberfläche gerichteter Fortsatz bringt die Augen zur Entwicklung, indem einzelne Zellen des Ganglions sich in lichtempfindende Elemente umwandeln, während andere Zellen der oberflächlichsten Lage sich mit Pigment erfüllen (vgl. oben pag. 1345). Das Detail der Entwicklung der paarigen, dem Gehirn anliegenden, zuerst von H. Mueller beobachteten Gehörbläschen, über deren Entwicklung Todaro (No. 107) berichtet, ist bisher nicht bekannt geworden. Die Flimmergrube nimmt durch Faltungen der Wand eine complicirtere, der ausgebildeten Form sich nähernde Gestalt an (Fig. 811 *B*, *fl*).

Die Pericardialanlage (Fig. 805, 806 *pc*), welche ursprünglich einen von oben nach unten verlaufenden Zellstrang darstellt, theilt sich in zwei parallel laufende Stränge (Fig. 810, 811 *A*), von denen der vordere, der Darmanlage genäherte als Pericardialanlage (*pc*) im engeren Sinne bezeichnet werden muss, während der hintere Zellstrang von Salensky als subpericardialer Strang (*x*, *sp* in Fig. 811 *A*) bezeichnet wurde. Letzterer löst sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung in seine Elemente auf, welche wahrscheinlich in Blutkörperchen umgewandelt werden. Die eigentliche Pericardialanlage, welche ursprünglich einen soliden Zellstrang darstellt, wird in einen Schlauch, den Pericardialsack, umgewandelt, indem die oberflächlich gelegenen Zellen sich zu einer epithelialen Wand aneinanderschliessen, während die im Inneren gelegenen Zellen sich lockern und — wie es scheint — zu Grunde gehen. Das Herz (Fig. 809 *h*) selbst wird auf gleiche Weise, wie wir dies für die übrigen Tunicaten beschrieben haben, als Einstülpung der Wand des Pericardialsackes (*pc*) angelegt. Das Lumen dieser Einstülpung wird dann zur Herzhöhle.

Fig. 810. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Salpa pinnata (nach Salensky).
b sog. Blastomeren in Rückbildung, *d* Darmanlage, *m* Mesenchymzellen, *n* Anlage des Nervensystems, *nh* Höhle in derselben, *pc* Pericardialanlage, *x* subpericardialer Zellstrang, *z* Zellen im Darmlumen.

Die Muskelreifen werden von den in der primären Leibeshöhle vorhandenen Mesenchymzellen angelegt. Ein Theil dieser letzteren ordnet sich an der Aussenfläche der Athemhöhlenwand zu einer Schicht (Muskelplatte) an, an welcher man frühzeitig dickere und dünnere Querzonen unterscheiden kann. Im Bereich dieser letzteren entstehen die bereits von Leuckart beobachteten fensterartigen Durchbrechungen (vgl. oben pag. 1346), durch welche die einzelnen Muskelreifen (Fig. 811 *m*) von einander getrennt werden. Die Entwicklung der Muskelschicht soll zuerst an der Dorsalseite des Körpers beginnen und von hier nach der Ventralseite zu fortschreiten. Es ist zu erwähnen, dass im Inneren der sich entwickelnden Muskelreifen eine Höhle auftritt, welche von Salensky

mit den Höhlungen in den Ursegmentplatten der Wirbelthiere (Ursegmenthöhlen) verglichen wurde.

Der Eläoblast (Fig. 811 *eb*) scheint aus Zellen des Mesenchyms hervorzugehen.

Die Entwicklung der übrigen Salpenarten mit Faltenhülle (S. africana, fusiformis, punctata) scheint im Wesentlichen auf gleiche Weise zu verlaufen, wie die von S. pinnata. Immerhin scheint aus den äusserst fragmentarischen Angaben über die Entwicklung dieser Formen (Barrois No. 87, Salensky No. 104) hervorzugehen, dass im Einzelnen ziemliche Abweichungen vorkommen. Wir müssen hier die Resultate weiterer Untersuchungen, welche gewiss lohnend sein dürften, abwarten.

Allgemeines über die Embryonalentwicklung der Salpen.

Wenn wir das wenig befriedigende Bild der Salpenentwicklung, wie wir es oben nach den bisherigen Angaben der Autoren darzustellen versuchten, überblicken, so müssen wir, da uns die Angaben über die Furchung, Keimblätterbildung und die erste Anlage der Organe fast

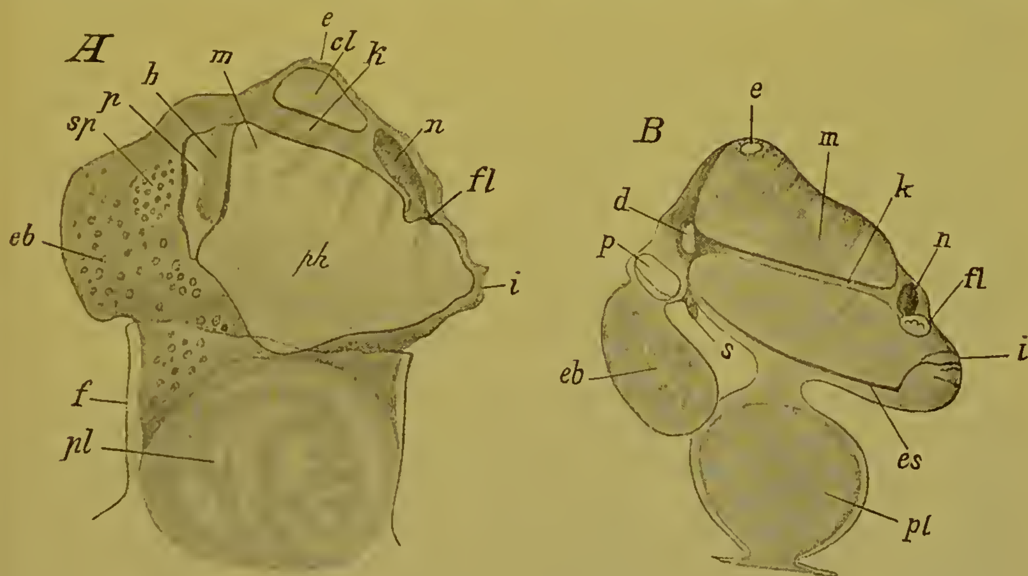


Fig. 811. Zwei ältere Embryonen von Salpa pinnata (nach Salensky). *cl* Cloake, *d* Darmanlage, *e* Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *es* Endostyl, *f* Faltenhülle, *fl* Flimmergrube, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *m* Muskelreifen, *n* Nervensystem, *p* Pericardialsack, *ph* Pharynx, *pl* Placenta, *s* Stolo prolifer, *sp* subpericardialer Zellstrang.

vollständig im Stiche lassen, darauf verzichten, eine vollständige Parallele zwischen der Entwicklung der Salpen und der übrigen Tunicaten herzustellen. Es muss genügen, einige wichtigere der sichergestellten Punkte hervorzuheben.

Die Entwicklung ist hier, entsprechend der Ausbildung des Embryos im Inneren des mütterlichen Körpers eine directe. Wir haben einen ähnlichen Ausfall der Metamorphose unter den Ascidien bei den Molguliden beobachten können. Die Salpen repräsentiren insoferne eine höhere Ausbildungsstufe dieses Verhaltens, als hier der Embryo eine innige Verwachsung mit der Mutter eingeht und ein die Ernährung des Embryos vermittelndes Organ, die Placenta, zur Ausbildung kommt. Da wir die

Salpen mit einiger Wahrscheinlichkeit von festsitzenden, ascidienähnlichen Ahnenformen ableiten dürfen, so möchte man wohl versucht sein, die Fixirung des Salpenembryos an der Athemhöhlenwand des Mutterthieres auf jene ursprüngliche festsitzende Lebensweise zurückzubeziehen.

In Bezug auf den Bau des als Placenta bezeichneten Anheftungsorganes müssen wir — wie es scheint — zwei Typen unterscheiden. Bei S. democratica, welche den einen Typus repräsentirt, erscheint die Wand der Placenta hauptsächlich von dem Ectoderm des Embryos gebildet, während das Innere mit einem von Blutlacunen durchwühlten Gewebe (Follikelrest) erfüllt ist. Bei dem zweiten Typus dagegen (Formen mit Faltenhülle) persistirt der Follikelrest als sog. blutbildende Knospe. Er füllt hier das Innere der Placenta nicht vollkommen aus, da sich zwischen seiner Oberfläche und der Placentarwand grosse Blutlacunen ausdehnen. Das sog. Dach der Placenta soll hier der inneren Brutsacklamelle entstammen, während die Seitenwände der Placenta auf die äussere Wand des primären Brutsackes zurückzuführen sind. Während demnach bei S. democratica die Wand des primären Brutsackes frühzeitig zur Rückbildung kommt, persistirt dieselbe zum Theil bei den übrigen Salpen (S. pinnata u. s. w.) als Wand der Placenta. Möglicherweise entsprechen die beiden hier unterschiedenen Typen nur zeitlich verschiedenen Zuständen eines und desselben Bildungsmodus, indem bei S. democratica frühzeitig ein Zustand erreicht wird, welcher bei den Formen mit Faltenhülle vielleicht in den spätesten Stadien der Embryonalentwicklung kurz vor der vollständigen Rückbildung der Placenta auch zur Entwicklung kommt. Denn da die Placenta auch bei diesen Formen sich mit dem Embryo vom Mutterleibe loslöst und schliesslich als ein in die Mantelsubstanz des Embryos aufgenommener Rest zu erkennen ist, so dürfte sie schliesslich vielleicht auch hier, wie bei S. democratica, von dem Ectoderm des Embryos umwachsen werden.

Die Faltenhülle, welche bei S. democratica fehlt, werden wir als eine secundäre Neuerwerbung zum Schutze des Embryos betrachten dürfen. Auf gleiche Weise ist auch die Versenkung des Embryos in den Grund einer Genitalröhre, wie sie sich bei Salpa bicaudata findet, aufzufassen. Gegen das Ende der Embryonalentwicklung, wenn der Embryo bereits seiner definitiven Gestaltung sich nähert, tritt derselbe durch die erweiterte Oeffnung der Faltenhülle in die Athemhöhle der Mutter. Die Faltenhülle zieht sich dann immer mehr zurück (Fig. 811 *A*, *f*), sodass sie bald auch die Placenta freilässt. Letztere setzt sich in diesen Stadien (Fig. 811 *B*) immer deutlicher von dem Embryo ab, mit welchem sie schliesslich nur mehr durch einen engen Nabelstrang verbunden bleibt. Letzterer, welcher im Allgemeinen von geringer Ausdehnung ist, gewinnt bei S. scutigera eine ansehnliche Länge. Schliesslich, nachdem der Embryo bereits längere Zeit selbstständige Athembewegungen ausgeführt hat, löst sich derselbe sammt der ihm anhängenden Placenta von der Athemhöhlenwand der Mutter los, um durch die Egestionsöffnung der letzteren geboren zu werden. Ein Placentarrest und Reste der Faltenhülle bleiben an der Athemhöhlenwand als ein längere Zeit zu beobachtendes Corpus luteum erhalten. Die dem Embryo anhängende Placenta verkleinert sich allmählich, kann jedoch noch an ziemlich ausgebildeten jungen Salpen als ein in der Mantelsubstanz eingebettetes, der hinteren Hälfte des Endostyls anhaftendes, gestieltes Klümpchen erkannt werden.

Wir haben oben hervorgehoben, dass die Entwicklung der Salpen eine directe ist. Sie verläuft ohne Ausbildung jener für die Ascidienentwicklung charakteristischen, geschwänzten Larvenstadien. Hiermit steht in Zusammenhang das anscheinend vollständige Fehlen der Chorda dorsalis. Der vollständige Ausfall dieser provisorischen Bildung erscheint, wenngleich er durch die directe Entwicklung seine Erklärung findet, immerhin sehr bemerkenswerth, da er sich auf eine Organanlage bezieht, welche zu den typischen Merkmalen im Organisationsplane der Tunicaten gerechnet wird. Man wäre versucht zur Erklärung dieses Verhaltens anzunehmen, dass in den Tunicaten Chordonier vorliegen, welche sich nur wenig von etwaigen, chordalosen Urformen entfernt haben und bei denen in Folge dessen die Ausbildung der Chorda noch nicht genügend fixirt ist[1]).

Als ein Rudiment des Larvenschwanzes bei den Salpenembryonen wird von Salensky der Eläoblast betrachtet, jenes räthselhafte provisorische Organ (vgl. oben pag. 1346), welchem von Todaro (No. 107) wohl mit Unrecht eine so grosse Bedeutung für die Ausbildung des Stolo prolifer beigelegt wurde. Die Deutung dieses Gebildes als Rudiment des Larvenschwanzes erscheint durch den Vergleich mit den geschwänzten Doliolumembryonen einigermassen wahrscheinlich.

Von den Organanlagen haben wir zunächst die Ausbildung der Athemhöhle ins Auge zu fassen. Man unterscheidet an derselben gewöhnlich zwei durch die schräg verlaufende Kieme (Fig. 811 *k*) getrennte Räume, von denen der vorne und ventralwärts gelegene als Pharyngealraum (*ph*) der Athemhöhle der Ascidien gleichgesetzt wird, während der hinten und dorsalwärts von der Kieme gelegene Raum als Cloakenhöhle (*cl*) betrachtet wird. Die beiden weiten Oeffnungen, durch welche diese Räume zu beiden Seiten der Kieme mit einander in Verbindung stehen, werden als ausserordentlich erweiterte Kiemenspalten betrachtet. Man hat sich bei dieser Auffassung, welche durch den Vergleich mit den Verhältnissen der Kieme bei Doliolum gestützt wird, dies eine Paar von grossen, den Salpen zukommenden Kiemenspalten wohl durch Zusammenfliessen mehrerer kleiner entstanden gedacht. Dieser Auffassung steht die von Van Beneden und Julin (No. 10) gegenüber, denen zufolge auch bei den Ascidien nur ein Paar echter Kiemenspalten zur Entwicklung kommt, während die später sich ausbildenden zahlreichen Durchbrechungen der Kiemenwand Bildungen secundärer Natur (Branchialstigmen) darstellen (vgl. oben pag. 1292). Die Salpen würden demnach ebenso wie die Appendicularien in dem Vorhandensein eines einzigen Paares von Kiemenspalten einen sehr ursprünglichen Charakter aufweisen. Todaro (No. 113), welcher sich im Allgemeinen dieser Auffassung anschliesst, hat dieselbe dahin erweitert, dass er gewisse bewimperte Einstülpungen, welche sich an den Seiten der Kieme bei einigen Salpen (S. pinnata, bicaudata etc.), in Reihen angeordnet, vorfinden, für die Homologa der secundären Kiemenspalten der Ascidien (Branchialstigmen) erklärt. Für eine derartige Anschauungsweise scheinen uns nicht genügende Gründe vorzuliegen, da die erwähnten, bereits von Fol gekannten Einstülpungen auch secundäre, durch das Bedürfniss der Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche erzeugte Erwerbungen sein können. Wir haben auch oben darauf hingewiesen, dass die Ver-

[1]) Wir müssen aber im Auge behalten, dass der Salpenkörper zum grössten Theil dem praechordalen Abschnitt der Ascidienlarven entspricht.

hältnisse der Appendicularien wahrscheinlich nicht als ursprüngliche zu betrachten sind.

Wir müssen hier noch einiger Angaben über das Vorkommen eines echten Cöloms bei Salpenembryonen gedenken. Nach Brooks (No. 88) sollen die erweiterten paarigen Divertikel der Athemhöhlenanlage (vgl. pag. 1352) sich von der letzteren als selbstständige Cölomsäcke abtrennen. Indem in späteren Stadien die Wände dieser Säcke, während ihr Lumen verschwindet, sich aneinanderlegen, kommen Mesodermplatten zu Stande, aus denen die Muskelreifen hervorgehen. Aehnliche Angaben hat Todaro (No. 107) gemacht; nur lässt er die Cölomsäcke durch Spaltung in einer den Darm umgebenden, mesodermalen Zellschicht ihren Ursprung nehmen. Nach Salensky soll erst in den einzelnen, bereits gesonderten Muskelreifen je eine Höhlung auftreten, welche aber auch von diesem Autor mit dem Cölom der Wirbelthiere (mit den Höhlen in den Ursegmentplatten) in Vergleich gesetzt wurde (vgl. oben pag. 1356).

Was die Entwicklung des Pericardialsackes betrifft, so ist zu erwähnen, dass wir nach den Angaben Salensky's vielleicht seinen Ursprung auf das Mesoderm zurückzuführen im Stande sind, während bei den Ascidien der Ursprung desselben ein entodermaler sein soll (vgl. oben pag. 1294).

II. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Processe ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Theilungs- und Knospungsprocesse) finden sich bei den Tunicaten in weiter Verbreitung und führen vielfach zur Stockbildung. Wir müssen eingangs der Besprechung dieser Fortpflanzungsvorgänge darauf hinweisen, dass auch die Fähigkeit der Regeneration den Tunicaten in ausgedehntem Masse zukommt. So haben die Versuche von Loeb, welche von Mingazzini fortgesetzt wurden, gezeigt, dass solitäre Ascidien (Ciona intestinalis) im Stande sind, ganze Körpertheile neu zu bilden. Beispielsweise wird das Centralnervensystem, welches durch Operation entfernt wurde, durch Regeneration ersetzt. Aehnliche Regenerationsvorgänge scheinen gelegentlich normaler Weise vorzukommen. Ein derartiger Fall wurde von Della Valle (No. 70) an den Colonien von Diazona violacea beobachtet. Kommen diese Colonien unter ungünstige Existenzbedingungen, so wird die vordere Körperparthie (der Kiemensack nebst den anderen Organen) der Individuen rückgebildet. Man findet dann an dieser Stelle eine Ansammlung gelblich gefärbter, mit Nährmaterial erfüllter Mesodermzellen. Die Organe der hinteren Körperhälfte (die Darmschlinge und das Herz) dagegen sind nicht von dem Zerfalle ergriffen. Werden die Existenzbedingungen wieder günstigere, so kann von dieser hinteren Körperhälfte aus die Regeneration der vorderen erfolgen. Ja, es kann sogar mit dieser Regeneration eine Vermehrung der Individuen durch Theilung verbunden sein. Der gelbe Körper wird dann gelappt und zerfällt durch Einschnürung in mehrere Theilstücke, von denen sich jedes zu einer neuen Ascidie entwickelt. Das Genauere dieser interessanten Umwandlungsvorgänge ist allerdings bisher nicht bekannt geworden.

Das Vorkommen so weitgehender Regenerationsprocesse und die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tunicaten erscheint auf den ersten Blick erstaunlich, wenn wir die verhältnissmässig complicirte Organisation dieser Thiere und ihre nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Wirbelthieren in Rücksicht ziehen. Wir werden uns aber daran erinnern müssen, dass auch bei den Anneliden und den

Echinodermen die gleichen Fähigkeiten vorhanden sind, Gruppen die nach der Höhe der Organisation sich mit den Tunicaten mindestens vergleichen lassen.

1. Sociale und zusammengesetze Ascidien.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dieser Gruppen wird gewöhnlich als Knospung bezeichnet. In der Familie der Aplididae dagegen vollzieht sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Segmentation des Postabdomens. Wir müssen daher diese Art der Fortpflanzung strenggenommen als Quertheilung bezeichnen und von der Knospung trennen.

A. Fortpflanzung durch Quertheilung.

Es ist dies jene Art der Fortpflanzung, welche von Giard (No. 57) als „bourgeonnement ovarien" bezeichnet wurde und welche durch die Untersuchungen von Kowalevsky (No. 61) an Amaroecium proliferum genauer bekannt geworden ist.

Die Larven von Amaroecium schwärmen im Mittelmeer — wie wir durch Maurice und Schulgin (No. 39) wissen — im Winter aus. Nach ihrer Festsetzung pflanzen sie sich durch Quertheilung fort und es folgt nun durch den ganzen Sommer hindurch eine Reihe von Generationen, die sich ausschliesslich auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzen und auf diese Weise die Colonie vergrössern. Erst die jüngsten, dicht vor Beginn des Winters gebildeten Individuen pflanzen sich nicht weiter auf ungeschlechtliche Weise fort, sondern bringen Geschlechtsproducte hervor. Die älteren, ungeschlechtlichen Individuen der Colonie sterben ab und die aus ihrem Zerfall hervorgegangenen Ueberreste werden — wie Maurice (No. 40) an Fragaroides beobachtete — von den als Phagocyten functionirenden Mantelzellen aufgenommen und verdaut (vgl. oben pag. 1285).

Kowalevsky hat die ungeschlechtliche Fortpflanzung an den aus der Larve hervorgegangenen Primärindividuen der Colonie studirt. Man beobachtet an denselben (Fig. 814 *A*) die drei Körperabschnitte: Thorax (*a*), Abdomen (*b*) und Postabdomen (*c*). Das Postabdomen ist der verlängerte hinterste Körperabschnitt, in welchem bei den hermaphroditischen Individuen die Geschlechtsorgane zur Ausbildung kommen (daher die Bezeichnung: „bourgeonnement ovarien"). An einem Querschnitt (Fig. 812) durch das Postabdomen jener zur ungeschlechtlichen Vermehrung sich anschickenden Individuen erkennt man unter dem Ectoderm Längsmuskelbündel (*m*) eingelagert in eine umfangreiche Schicht von Mesodermzellen (*ms*), welche mit Reservenahrungsstoffen angefüllt erscheinen. Die primäre Leibeshöhle (*b*, *b'*), welche sich nach oben in die Leibeshöhle des Thorax und Abdomens fortsetzt, erscheint durch eine quere Scheidewand (*s*) in eine dorsale (*b*) und ventrale Hälfte (*b'*) geschieden. Die Scheidewand selbst ist hohl und ist nichts Anderes als ein flaches Divertikel des Kiemendarmes, welches aus dem letzteren dicht hinter dem Hinterende des Endostyls zwischen diesem und dem Oesophaguseingang entspringt, durch das ganze Postabdomen nach hinten verläuft und nahe dem hinteren Ende desselben blind endigt. Hier liegt das Herz des Thieres (Fig. 814 *A*, *h*), welches halbmondförmig um das Hinterende des eben erwähnten Entodermfortsatzes herumgekrümmt erscheint. Dies Entodermdivertikel ist identisch mit jenem Schlauche, welcher von Van Beneden und Julin (No. 10) bei Clavellina als Epicardialrohr be-

zeichnet worden ist (vgl. oben pag. 1300 Fig. 760 *C ep*). Es ist ferner das offenbare Homologon des Entoderm- oder Endostylfortsatzes im Stolo prolifer der Salpen und Pyrosomen. Nur die Lagebeziehungen des Herzens unterscheiden dies sogenannte Epicardialrohr bei den Aplididae wesentlich von dem bei den erwähnten übrigen Formen. Die genaueren anatomischen Verhältnisse dieses Schlauches sind von MAURICE (No. 40) bei Fragaroides festgestellt worden. Das Epicardialrohr ist an seinem vordersten Ende gegabelt. Die beiden Aeste dieser Gabel sind von VAN BENEDEN und JULIN als Epicardialtuben (tubes épicardiques) von dem hinteren ungetheilten Abschnitte (sac épicardique) unterschieden worden (vgl. oben pag. 1295). Die beiden Epicardialtuben entspringen zu beiden Seiten der Medianlinie hinter dem Hinterende des Endostyls aus dem Kiemendarme. Auch das Hinterende des Epicardialschlauches ist nach MAURICE gegabelt (Fig. 813 *A* und *D ep*). Es reitet auf dem halbmondförmig gekrümmten Pericardialsäckchen (*p*). Während bei Clavellina das Epicardialrohr in nähere Beziehungen zum Herzen tritt (vgl. oben pag. 1295), indem es den dorsalen Abschluss des Herzens vervollständigt, ist dies nach MAURICE bei den Aplididae nicht der Fall. Das Herzrohr (*h*) stellt hier eine Einstülpung der Aussenwand des U-förmig gekrümmten Pericardialsäckchens dar (*h* in Fig. 813 *C* und *D*).

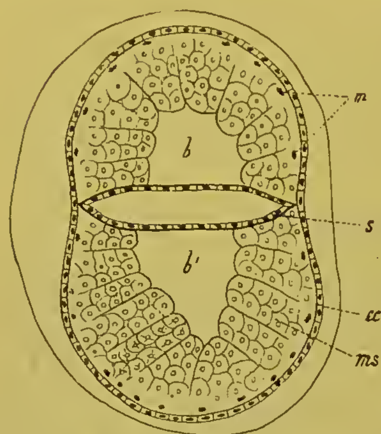


Fig. 812. Querschnitt durch das Postabdomen von Amaroecium (nach KOWALEVSKY).
b oberer, *b'* unterer Blutsinus, *ec* Ectoderm, *m* Muskelfasern im Querschnitt, *ms* Mesodermzellen, *s* Scheidewand (Epicardialrohr).

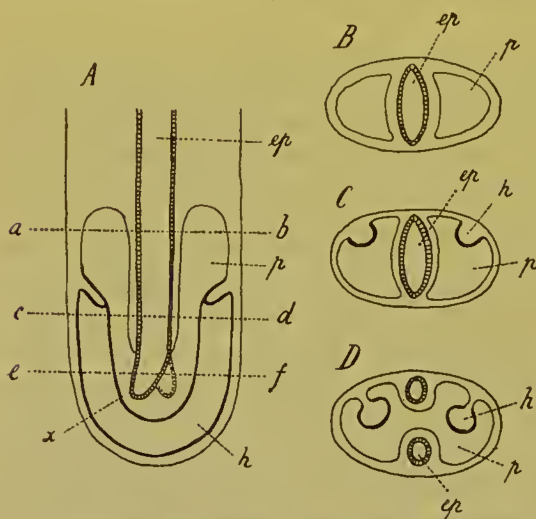


Fig. 813. Schema der Verhältnisse des hintersten Endes des Postabdomens von Fragaroides (nach MAURICE).
A Seitenansicht, *B* Querschnitt auf der Höhe der Linie *a b*, *C* Querschnitt auf der Höhe der Linie *c d*, *D* Querschnitt auf der Höhe der Linie *e f*.
ep Epicardialsack, *h* Herz, *p* Pericardialsack, *x* gegabeltes Ende des Epicardialsackes.

Es muss hier erwähnt werden, dass die paarigen Einmündungsstellen der beiden Epicardialtuben nur an den Larven und an ganz jungen ungeschlechtlich erzeugten Individuen zu erkennen sind. An den ausgewachsenen Ascidien konnte KOWALEVSKY dieselben nicht beobachten und auch MAURICE hat neuerdings bestätigt, dass die beiden Epicardialtuben zwar dicht an die Wand des Kiemendarmes heranrücken, dass aber eine directe Communication hier nicht mehr vorhanden zu sein scheint.

Durch den Epicardialsack wird die Leibeshöhle des Postabdomens bei den Aplididae in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getheilt (vgl. oben pag. 1361 und Fig. 812 *b*, *b'*). Jede dieser Hälften ist von einem Blutstrom durchflossen, welcher aber in der dor-

salen Hälfte entgegengesetzte Richtung einnimmt, als in der ventralen Hälfte, da ja in der einen Hälfte das Blut zum Herzen, in der anderen vom Herzen zum Körper strömt. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in dem Stolo prolifer der übrigen Tunicaten, z. B. der Clavellinen (vgl. oben pag. 1296). Auch hier ist ein dorsaler und ein ventraler entgegengesetzt gerichteter Blutstrom in dem Stolo durch den quer ausgebreiteten Epicardialsack getrennt (vgl. Fig. 816 bei x). Der Querschnitt durch den Stolo prolifer von Clavellina stimmt überhaupt mit dem Querschnitt durch das Postabdomen der Aplididae ausserordentlich überein. Ein wichtiger Unterschied ist aber in der Lage des Herzens zu erkennen. Das Herz liegt bei den Aplididae (Fig. 813, 814) am hintersten, distalen Ende des Postabdomens. Das Postabdomen enthält demnach wichtige Organe des mütterlichen Organismus (Herz und Geschlechtsorgane). Bei den Clavellinen ist das Pericardialsäckchen und das Herz an die Ursprungsstelle des Stolo prolifer verlegt (vgl. Fig. 760 *C* pag. 1300). Es liegt an dem proximalen Ende des Epicardialsackes, und zwar an der ventralen Seite desselben, sodass die Epicardiallamelle (wie wir oben pag. 1295 gezeigt haben) zur Vervollständigung des dorsalen Abschlusses des Herzens herbeigezogen werden kann. Der Stolo prolifer der Clavellinen enthält keine wichtigeren Organe des mütterlichen Körpers. Er ist ein ausschliesslich der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gewidmeter Körperfortsatz. In gleicher Weise verhält sich der Stolo prolifer der übrigen Tunicaten (Salpen, Pyrosomen etc.). Wir könnten uns den Stolo prolifer aus dem Postabdomen der Aplididae hervorgegangen denken, wenn wir annehmen wollten, dass die Geschlechtsorgane und das Herz sich an das proximale Ende des Postabdomens zurückgezogen haben, worauf sich das Postabdomen ausschliesslich der Function der ungeschlechtlichen Fortpflanzung widmete. Eine solche Annahme würde die merkwürdigen Unterschiede, welche die Lage des Herzens erkennen lässt, befriedigend erklären. Während bei den Clavellinen das Herz an der Ventralseite des Epicardialsackes gelegen ist, finden wir es bei den Pyrosomen an der Dorsalseite des sogenannten Endostylfortsatzes (Fig. 840 *hz*, pag. 1390). Wenn wir nun annehmen, dass in beiden Gruppen das Herz ursprünglich, wie bei den Aplididae an dem distalen Stoloende gelagert war, so ist es leicht vorstellbar, dass es bei den Clavellinidae eine secundäre Verlagerung nach der ventralen, bei den Pyrosomen dagegen nach der dorsalen Seite erfahren habe.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen würden wir allerdings eher die Ansicht begründen können, dass die Lageveränderung des Herzens die Folge eines seitlichen Herumrückens ist. Das Herz liegt dort ursprünglich an der rechten Seite des Entodermfortsatzes und rückt erst später an die Dorsalseite desselben (Seeliger). Vgl. pag. 1397.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Aplididae (durch Segmentirung des Postabdomens) und die stoloniale Knospung, wie wir sie z. B. bei den Clavellinen finden, sehr nahe mit einander verwandt sind. Giard (No. 57) hat bereits darauf hingewiesen, dass das langgestreckte, zum Theil horizontal auf der Unterlage hinkriechende, sich verästelnde Postabdomen mancher Aplididae (z. B. Circinalium) dem Stolo der Clavellinen ausserordentlich ähnlich wird. Beide Fortpflanzungsarten sind demnach durch Uebergänge unter einander verbunden.

Der Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung an dem Postabdomen von Amaroecium zeigt sich in einer Verlängerung und in einer Ab-

schnürung desselben von seinem Ansatzpunkte. Das Herz pulsirt noch fort, nachdem die Abtrennung des Postabdomens von dem Abdomen sich bereits vollzogen hat. Bald darauf zerfällt das Postabdomen (Fig. 814 *B*) durch Quertheilung in eine wechselnde Anzahl von Theilstücken, von denen jedes sich zu einer jungen Ascidie entwickelt. Der erste Beginn der Entwicklung ist gegeben in einer Erweiterung des proximalen Endes (*K*) des in jedem Segment gelegenen Entodermschlauches (Segment des Epicardialsackes). Die proximale Erweiterung stellt die Anlage des gesammten Darmkanales des jungen Thieres dar. Der nicht erweiterte Theil des Entodermschlauches wird zum Epicardialrohr des jungen Individuums. Nun wird das im distalen Segmente verbliebene Herz des Mutterthieres rückgebildet. Etwas ältere Colonien (Fig. 815) zeigen eine veränderte Gestalt. Die jungen Theilstücke, welche ursprünglich in einer Reihe hinter einander gelagert waren, zeigen die Tendenz neben das Mutterindividuum nach oben zu rücken. Die ganze Colonie wird dadurch breiter und kürzer. Das Mutterindividuum beginnt nun durch Regeneration ein neues Herz und Postabdomen auszubilden (Fig. 815 *A*, *a*). Die Tochterindividuen erscheinen an unserer Figur in der Entwicklung ungleichmässig fortgeschritten. Während eines (*b*) bereits die fast vollendete Organisation der ausgebildeten Ascidie erkennen lässt, zeigen die drei anderen allerdings bereits die Anlagen der einzelnen Theile des Körpers, aber in noch weniger entwickeltem Zustande. Alle diese jungen Individuen zeigen noch ein verhältnissmässig kurzes Postabdomen. Erst später (Fig. 815 *B*) wächst dasselbe länger aus, wodurch es schliesslich dem Postabdomen des Mutterthieres vor Beginn der ungeschlechtlichen Vermehrung immer ähnlicher wird. Der Vorderkörper der jungen Individuen ist ganz nach oben gerückt. Die Ingestions- und

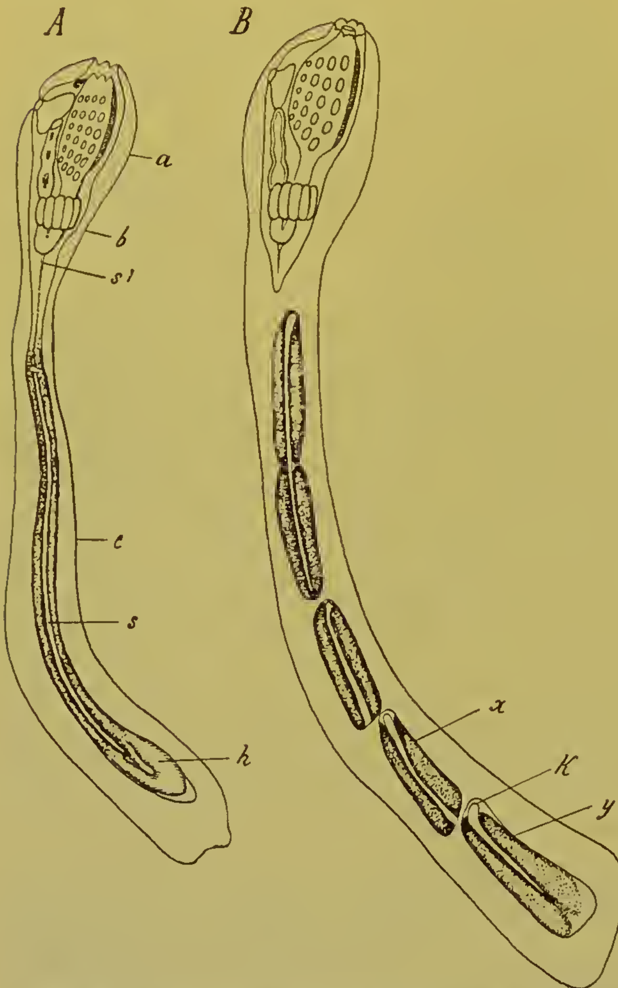


Fig. 814. *A* Junges Amaroecium vor Beginn der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

B Amaroecium mit segmentirtem Postabdomen (nach Kowalevsky).

a Thorax, *b* Abdomen, *c* Postabdomen, *h* Herz, *s* Scheidewand, *s'* vorderer Theil der Scheidewand, *x*, *y* abgetrennte Theilstücke des Postabdomens, *k* vorderes, aufgetriebenes Ende der Scheidewand in dem hinteren Theilstück.

Egestionsöffnungen sind zum Durchbruche gekommen. Nun finden an den so entstandenen Tochterindividuen neue Quertheilungsvorgänge statt u. s. f.

Die erste Anlage des jungen Thieres erscheint demnach hier gegeben in einem durch quere Einschnürung abgetrennten Theilstück des Postabdomens, welches sich durch Regenerationsvorgänge zu einem neuen Individuum zu ergänzen im Stande ist. Ueber das Genauere der damit verbundenen Entwicklungsvorgänge vgl. unten pag. 1377.

Ob wir thatsächlich in der Segmentirung des Postabdomens der Aplididae eine ursprünglichere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung erkennen dürfen, von welcher sich die stoloniale Knospung der übrigen Tunicaten herleitet, muss noch als zweifelhaft erscheinen. Es ist auch möglich, dass die Quertheilung der Aplididae sich von der stolonialen Knospung herleitet. Ein Vergleich mit den Verhältnissen der Entwicklung der Pyrosomen muss nach dieser Richtung zur Vorsicht mahnen. Wir würden auf den ersten Blick geneigt sein, die Entstehung der vier ersten Ascidiozooide an dem Pyrosomenembryo als Quertheilung zu bezeichnen (vgl. oben pag. 1319, Fig. 780). Eine genauere Betrachtung zeigt aber, dass die spätere Längsaxe der Ascidiozooide senkrecht steht zur Längsaxe des Stolo prolifer. Es geht hieraus hervor, dass die Entstehung der vier ersten Ascidiozooide auch als stoloniale Knospung betrachtet werden muss, welche sich in nichts Wesentlichem von der Knospung der später entstehenden Ascidiozooide unterscheidet (vgl. nach dieser Hinsicht die genauere Schilderung pag. 1325 und 1390).

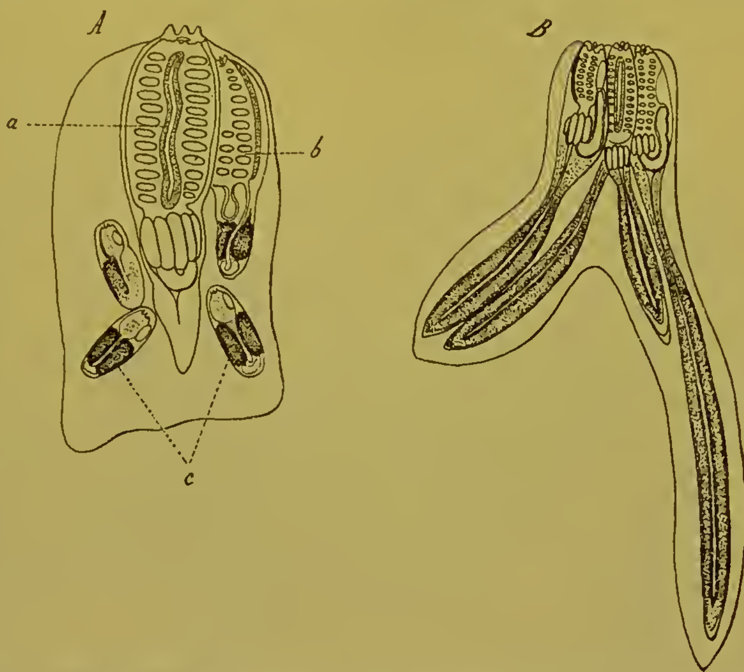


Fig. 815. Zwei junge Colonien von Amaroecium (nach Kowalevsky).
A jüngeres, *B* älteres Stadium.
a Mutterthier, *b* eine etwas weiter ausgebildete Knospe, *c* jüngere Knospen.

B. Stoloniale Knospung.

Die typische Form der stolonialen Knospung findet sich bei den sogenannten socialen Ascidien, bei Clavellina und Perophora. Die einzelnen Individuen entsenden hier einen sich vielfach verästelnden, kriechenden Stolo prolifer (Fig. 816), an dessen Enden die Knospen als keulenförmige Anschwellungen auftreten. Der Bau des Stolos ist dem des Postabdomens der Aplididae sehr ähnlich. Auch hier finden wir —

wie bereits oben bemerkt — den im Stolo verlaufenden Blutraum (primäre Leibeshöhle) durch den querverbreiterten Epicardialsack (*s*) in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getrennt, in denen der Blutstrom in entgegengesetzter Richtung circulirt. Da die quere Scheidewand nicht vollständig bis an das distale Ende des Stolos heranreicht (bei *x*), so communiciren daselbst der dorsale und ventrale Blutsinus mit einander, und hier findet die Umbiegung des Blutstromes aus der einen in die entgegengesetzte Richtung statt.

Die Knospen erscheinen hier ursprünglich als zweischichtige Blasen (*kn*). Die äussere Schicht dieser Blase, das Ectoderm der Knospe, geht in das Ectoderm des Stolo und des Mutterthieres continuirlich über. Die innere Schicht, das Entoderm, entsteht, wie dies Kowalevsky (No. 60) für Perophora zuerst nachwies, als Divertikel von der Stoloscheidewand (Epicardialsack) aus, mit welcher sie noch lange Zeit verbunden bleibt. Zwischen Entoderm und Ectoderm erscheint die primäre Leibeshöhle der Knospe mit Mesenchymzellen erfüllt. Wir werden weiter unten im Anschlusse an Kowalevsky (No. 60 und 61), Seeliger (No. 66) und Van Beneden und Julin (No. 10) genauer auszuführen haben, in welcher Weise die weitere Entwicklung der Knospe stattfindet. Hier sei nur erwähnt, dass bei den Clavellinen, auch im ausgebildeten Zustande der Zusammenhang der Knospe mit dem Stolo und durch diesen mit den übrigen Individuen der Colonie meist erhalten bleibt.



Fig. 816. Stück des Stolo prolifer von Perophora (nach Kowalevsky).
ec Ectoderm der Knospe, *en* Entoderm der Knospe, *kn* Knospen, *s* Stoloscheidewand (Epicardiallamelle), *v* entstehende Stoloverästelungen.

Nicht alle Wurzelausläufer der Clavellinen scheinen befähigt, Knospen zu produciren. Manche Verästelungen scheinen bloss zur Anheftung oder wohl auch als Blutreservoire (Seeliger) zu dienen. Letztere entbehren dann auch eines in sie hinein sich erstreckenden Epicardialfortsatzes. Wir müssen diese sterilen Körperfortsätze, die den sog. Mantelgefässen zu vergleichen sind, und die Verästelungen des wirklichen Stolo prolifer scharf aus einander halten.

Unter den sogenannten Synascidien schliesst sich die Familie der Distomidae dem hier geschilderten Knospungstypus an, indem auch bei diesen Formen das Entodermsäckchen der Knospe sich von einem dem hinteren Ende des Endostyls entspringenden Endostylfortsatz abschnürt. Dagegen scheint bei den Botrylliden, Didemniden und Diplosomiden die Knospung nach einem anderen Typus abzulaufen.

Die Familie der Distomidae erscheint dadurch ausgezeichnet, dass die Knospen sich schon sehr frühzeitig von dem Stolo prolifer abtrennen. Man findet sie dann in dem gemeinsamen Cellulosemantel zwischen den einzelnen Individuen zerstreut, als kleine, rundliche, im Inneren mit einem Hohlraum versehene Körperchen. In einzelnen Fällen scheint hier ein längerer Stolo prolifer vorzukommen, so bei Colella pedunculata, bei welcher Herdmann beobachtete, dass jedes Individuum der gestielten Colonie einen Körperfortsatz (offenbar den Stolo prolifer) in den Stiel der Colonie hinabsendet. Hier entstehen dann die jungen, sich ablösenden Knospen, welche in dem Maasse, als sie sich weiter entwickeln, in der gemeinsamen Mantelsubstanz nach oben rücken. Bei einer anderen hierher gehörigen Form, welche Kowalevsky als Didemnum styliferum beschrieb, welche aber nach Della Valle (No. 68) zu Distaplia gehört, entstehen, wie Kowalevsky vermuthete, die kleinen, frühzeitig selbstständig werdenden Knospen an einem nach hinten gerichteten Körperfortsatz, welcher offenbar als Stolo prolifer betrachtet werden muss. Aehnlich verhalten sich nach Lahille (No. 38) die Individuen von Distaplia magnilarva, während Della Valle (No. 68) die entsprechenden Körperfortsätze nur als blosse Mantelgefässe in Anspruch nahm. Was die Familie der Distomidae besonders charakterisirt, das ist die frühzeitige Abschnürung von kleinen Knospen in der noch frei umherschwärmenden Larve (Fig. 817). Die grossen Larven von Distaplia magnilarva, in denen nach Della Valle bereits während des Umherschwärmens die Organisation der fertigen Ascidie fast vollkommen erreicht wird, zeigen an entsprechender Stelle einen kurzen Stolo prolifer (*st*), von welchem kleine, durch Theilung sich vermehrende Knospen (*k*, *k'*) abgeschnürt werden.

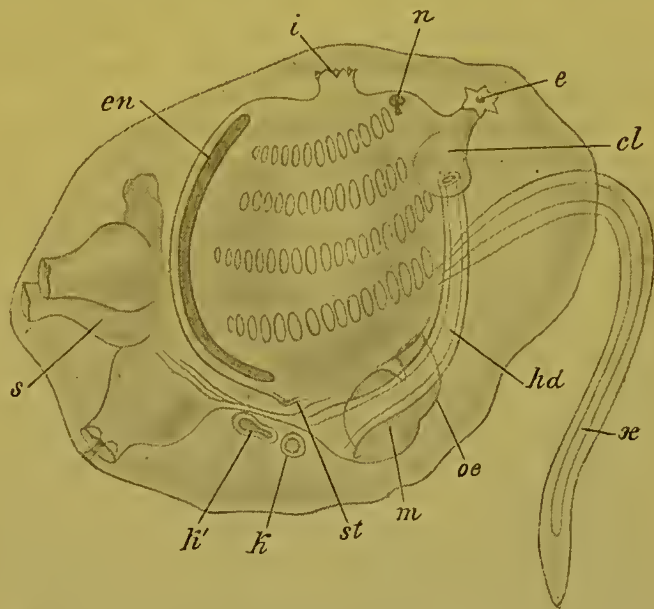


Fig. 817. Frei umherschwimmende Larve von Distaplia (nach Della Valle).
cl Cloake, *e* Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *hd* Hinterdarm, *i* Ingestionsöffnung, *k* abgelöste Knospe, *k'* Knospe in Theilung begriffen, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *s* Anheftungsorgane, *st* Stolo, *x* Larvenschwanz.

C. Palleale Knospung der Botrylliden.

Auch in der Familie der Botryllidae zeigen die Knospen frühzeitig eine gewisse Selbstständigkeit, indem das in ihnen befindliche Entodermsäckchen sich von dem Mutterthiere abtrennt und der Zusammenhang zwischen Knospe und Mutterthier später nur mehr durch einen hohlen,

stielförmigen, ectodermalen Fortsatz aufrecht erhalten wird. Hier sollen die Knospen nicht von einem an der oben bezeichneten Stelle entspringenden Stolo erzeugt werden, sondern als einfache Auswüchse der Körperwand an den Seiten des Kiemensackes ihren Ursprung nehmen. Die Angaben von Della Valle stimmen diesbezüglich mit den älteren Angaben von Metschnikoff, Ganin, Krohn, Giard und Anderen überein und sind erst neuerdings von Hjort (No. 59) und Oka (No. 64a) bestätigt worden. Es ist dies jener Knospungstypus, welcher von Giard (No. 57) als „bourgeonnement palléal“ bezeichnet wurde. Meist findet sich nur eine Knospe an einer Seite des Körpers und zwar ungefähr auf der Höhe des oberen Drittels des Kiemensackes. Gelegentlich kommen jedoch auch zwei Knospen, eine rechts und eine links, zur Beobachtung. Die erste Anlage der Knospe soll nach Della Valle, Hjort und Oka, welche die betreffenden Mittheilungen Metschnikoff's bestätigen, in einer zweischichtigen Ausstülpung der Körperwand bestehen. Die äussere Schicht wird von dem Ectoderm gebildet; die innere Schicht dagegen, aus welcher das Entodermsäckchen der Knospe hervorgeht, soll einer Ausstülpung der Wand des Peribranchialsackes des Mutterthieres seinen Ursprung verdanken.

Man glaubte früher (M. Sars, Kölliker u. A.), dass die Botryllus-larven schon im umherschwärmenden Zustande zu knospen beginnen und hielt acht Fortsätze, welche das Vorderende der Larve im Kreise umgeben, für die Anlagen von ebenso vielen Knospen. Es sollte auf diese Weise der erste Cyclus von Individuen mit gemeinsamer Cloake angelegt werden. Spätere Untersuchungen von Metschnikoff (No. 41), Krohn (No. 62 und 63) und Ganin (No. 55) haben ergeben, dass es sich hier nur um sog. Mantelgefässe handelt, welche irrthümlich als Knospen in Anspruch genommen waren. Die Knospung beginnt erst nach erfolgter Festsetzung, und zwar wird zunächst eine einzige Knospe erzeugt. Während diese heranwächst, geht das Primärindividuum der Colonie zu Grunde. Das Tochterindividuum producirt hierauf zwei Knospen, eine an der rechten und eine an der linken Seite seines Körpers. Diese beiden Individuen der Enkelgeneration wachsen heran, während das Individuum, von welchem sie entstammen, abstirbt. Indem sich dieser Process an der Enkelgeneration wiederholt, entsteht eine aus vier Individuen (der 4. Generation) bestehende Colonie. Die vier Individuen ordnen sich in der Weise an, dass sie ihre Cloakenöffnungen einander zukehren. Es ist auf diese Weise der Anfang zu einer Vereinigung der Individuen um eine gemeinsame Cloake gegeben (Krohn, No. 63). Diese jungen tetrazoiden Colonien zeigen eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den jüngsten Pyrosomencolonien. Die später durch Knospung entstehenden Individuen erscheinen, da sie stets seitlich von den Mutterindividuen abgegeben werden, in den Zwischenräumen zwischen den Mutterindividuen intercalirt. Sie können bereits frühzeitig wieder zu weiterer Knospung sich anschicken. Die Tochterindividuen liegen anfangs etwas abseits und rücken erst später an die gemeinsame Cloake heran. Es kann hierdurch zur Ausbildung von Systemen mit zwei concentrischen Cyclen kommen, von denen der innere die Mutterindividuen, der äussere die Tochterindividuen enthält. Während die letzteren an die gemeinsame Cloake heranrücken, gehen die Individuen des inneren Cyclus zu Grunde (Jourdain). Die gemeinsame Cloake ist nichts Anderes als eine grübchenförmige Einsenkung der äusseren Oberfläche des gemeinsamen Cellulosemantels. Ganz ebenso verhält sich die gemeinsame Cloake bei den Pyrosomen. (Vgl. pag. 1324.)

Die Erzeugung neuer circulärer Systeme bei den Botrylliden geht in der Weise vor sich, dass eine unter den erzeugten Knospen eines Cyclus nicht an die gemeinsame Cloake heranrückt, sondern sich von derselben abwendet. Indem dieses Individuum sich durch Knospung weiter vermehrt, wird es zum Begründer eines neuen Cyclus.

D. Knospung der Didemnidae und Diplosomidae.

Sehr eigenthümliche Verhältnisse der Knospung finden sich in den Familien der **Didemnidae** und **Diplosomidae**. Da hier die Knospe bis zur vollständigen Ausbildung mit dem Mutterthiere vereinigt bleibt, so kommt es zur Entwicklung von merkwürdigen Doppelindividuen, welche frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher erregt haben. Da überdiess in der Familie der Diplosomidae die erste Knospung bereits während des Larvenlebens stattfindet, so entwickeln sich hier freischwimmende, noch geschwänzte Larven, in denen man zwei wohlentwickelte Kiemensäcke beobachtet. Bei genauerer Betrachtung ist es nicht schwer, den Kiemensack der Larve, von dem der Knospe zu unterscheiden. Man erkennt nämlich an dem Gehirn des einen Individuums die larvalen Sinnesorgane, während dieselben an der Knospe fehlen.

Die Art der Knospung in den besprochenen Familien entspricht jenem Typus, welchen Giard (No. 57) als „bourgeonnement pylorique" unterschieden hat. Nach den Angaben der Autoren, welche sich mit dieser Knospungsart beschäftigt haben (Gegenbaur, Ganin No. 55, Della Valle No. 68 u. A.), soll das neugebildete Individuum hier durch die Concreszenz zweier ursprünglich gesonderter Knospen (Fig. 819) entstehen, von denen die eine (Thoraxknospe *k'*) den Kiemenkorb mit den adnexen Organen, die Peribranchialsäcke, die Cloake sowie Anfang- und Endstück des Darmkanals zur Entwicklung bringt, während die andere (Abdominalknospe *k*) die Darmschleife, die Geschlechtsorgane und das Herz entwickelt. Die erste Anlage der Abdominalknospe (Fig. 819 *A*, *k*) findet sich in einer Ausstülpung des Oesophagus des Mutterthieres; die Thoraxknospe (*k'*) dagegen liegt tiefer unten in der Höhe des Magens an der rechten Seite des Körpers und soll (nach Della Valle) aus einer einfachen Ausstülpung der Körperwand (bestehend aus Ectoderm und der parietalen Lage der Wand des Peribranchialsackes) hervorgehen, also in ähnlicher Weise entstehen, wie dies oben (pag. 1368) für die Knospen der Botrylliden angegeben wurde. Neuerdings hat nun Jourdain (No. 64) die Mittheilung gemacht, dass die beiden Knospen (Thorax- und Abdominalknospe) durch Theilung aus einer ursprünglich einfachen Knospe hervorgehen und dass die Verbindung zwischen beiden Hälften auch später erhalten bleibt. Hierüber ist aber bisher noch nichts Ausführlicheres bekannt geworden. Giard (No. 58) glaubt, dass die erste Anlage der Knospe auch hier auf das Epicardialrohr zurückzuführen sei.

Die Abdominalknospe (Fig. 819 *A*, *k*) ist also zunächst scheinbar eine Ausstülpung des Oesophagus des mütterlichen Individuums, welche sich jedoch bald schärfer sondert (Fig. 818 *A* und *B*), sodass sie dann einen nur mit dem vorderen Ende mit dem Oesophagus zusammenhängenden Blindschlauch (Fig. 818 *C*) bildet, welcher sich einkrümmt und sehr bald als Anlage einer neuen Darmschlinge zu erkennen ist, an der die einzelnen Parthien (Oesophagus, Magen, Intestinum) zur Differenzirung kommen. Der Oesophagus der neugebildeten Darmschlinge hängt mit dem Oesophagus des Mutterthieres (*oc*) zusammen. Der End-

darm der Knospe legt sich an den Enddarm des Mutterthieres an (Fig. 819 *B*, *b*) und tritt mit demselben in Communication. Das Mutterthier besitzt nun zwei vollkommen ausgebildete und durchgängige Darmschleifen. Es ist noch nicht ganz klar, wie sich das Herz und die Geschlechtsanlagen der Knospe ausbilden; doch glaubt DELLA VALLE,

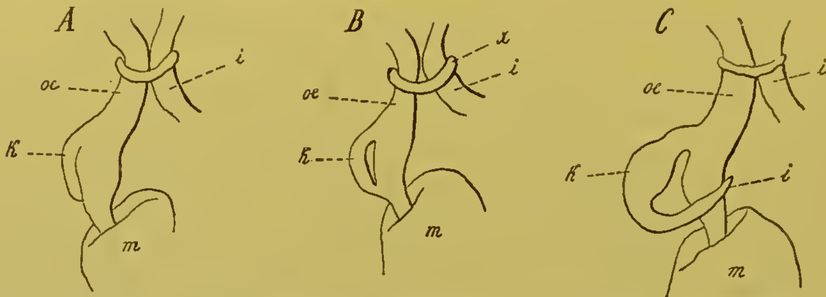


Fig. 818. Drei Entwicklungsstadien der ösophagealen Knospe von Trididemnum (nach DELLA VALLE).
i Intestinum, *i'* Intestinum der Knospe, *k* Knospe, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* einschnürender Ectodermring.

dass sich die letzteren vielleicht direct von den Geschlechtsanlagen des Mutterthieres absondern.

Gleichzeitig kommt auch die Thoraxknospe (Fig. 819 *A*, *k'*) zur vollständigen Entwicklung (Fig. 819 *B*). Es ist nicht möglich, hier auf die ziemlich ungenügenden Angaben über die Art der Ausbildung der Organe in dieser Knospe ausführlich einzugehen. Es sei nur erwähnt, dass sich zu den Seiten der centralen Darmhöhle Peribranchialsäcke entwickeln, dass Kiemenspalten zum Durchbruch kommen, dass das Ganglion, die Cloake, die Egestions- und Ingestionsöffnung angelegt werden. Es zeigt sich auch, dass ein Oesophagusrohr und ein kurzes Rectum angelegt werden. Das Oesophagusrohr (Fig. 819 *B*, *a'*) tritt nun mit dem Oesophagus (*oe*) des Mutterthieres in Verbindung und zwar nahe an der Stelle, an welcher auch das Oesophagusrohr (*a*) der Abdominalknospe einmündet. Es erscheinen dann an diesem einen Punkte drei

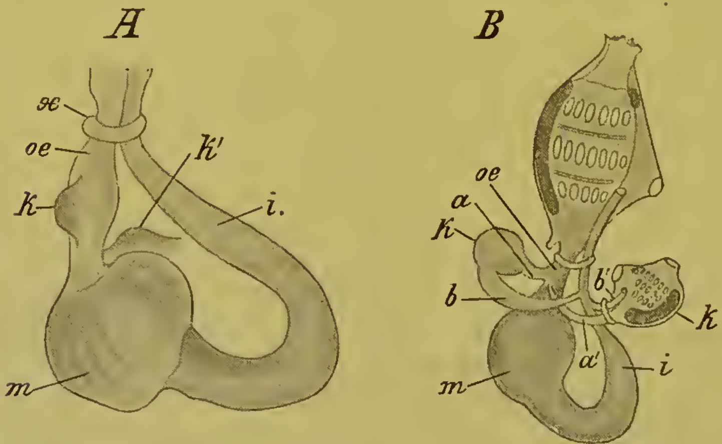


Fig. 819. Knospung bei Trididemnum (nach DELLA VALLE).
A Darmschlinge des Mutterindividuums mit der Anlage der sog. ösophagealen (*k*) und der peritonealen Knospe (*k'*).
B Individuum mit späteren Ausbildungszuständen beider Knospen.
a Oesophagusanlage der Knospe *k*, *a'* Oesophagusanlage der Knospe *k'*, *b* Intestinumanlage der Knospe *k*, *b'* Intestinumanlage der Knospe *k'*, *i* Intestinum des Mutterthieres, *k* sog. ösophageale Knospe, *k'* sog. peritoneale Knospe, *m* Magen, *oe* Oesophagus, *x* einschnürender Ectodermring.

Oesophagusrohre mit einander verbunden, der Oesophagus des Mutterthieres, der der Abdominalknospe und der der Thoraxknospe. Die gleichen Verhältnisse finden an dem Rectum statt, indem die kurze Rectumanlage der Thoraxknospe (*b'*) in das Rectum des Mutterthieres (*i*) an jener Stelle einmündet, an welcher auch das Rectum der Abdominalknospe (*b*) sich inserirt. Wenn nun der Oesophagus der Thoraxknospe mit dem der Abdominalknospe sich näher verbindet und das Gleiche an den Rectumanlagen eintritt, so erscheint der Organismus des Tochterindividuums einheitlich verbunden. Es geht aber auch aus der genannten Bildungsweise hervor, dass der Oesophagus des Tochterindividuums noch längere Zeit mit dem Oesophagus des Mutterindividuums communicirt und dass eine gleiche Verbindung zwischen dem Rectum beider Individuen sich findet (Fig. 820).

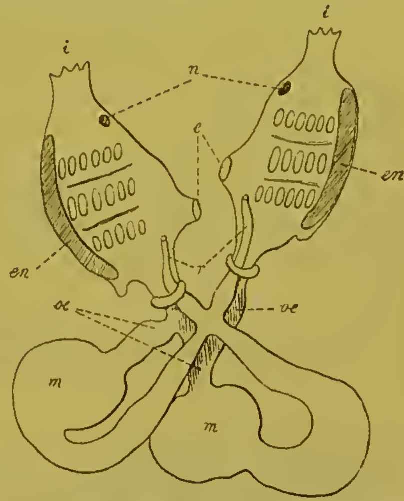


Fig. 820. Spätes Stadium der Knospung von Trididemnum (nach Della Valle). Die vollständig herangewachsene Knospe steht mit dem Mutterthiere noch in Verbindung.

e Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *r* Rectum.

Nicht immer kommen die Thoraxknospe und die Abdominalknospe gleichmässig zur Entwicklung. Es kommt vor, dass bloss die Abdominalknospe zur Ausbildung kommt. Dies führt zur Entwicklung einer Doppelmissbildung, welche aus einem Kiemenkorbe mit zwei vollständig ausgebildeten Darmschleifen besteht (Fig. 821 *B*). Im weiteren Verlaufe kann dann der Darm des Mutterthieres rückgebildet werden. Durch diesen als Verjüngung bezeichneten Vorgang (Della Valle) kommt ein Individuum zu Stande, dessen vordere Körperhälfte dem Mutterthiere angehört, während die hintere Körperhälfte neugebildet ist (vgl. auch die Mittheilung von Oka, No. 64 *b*). Die gleichen Vorgänge können sich in entsprechender Weise an der vorderen Körperparthie wiederholen, wenn

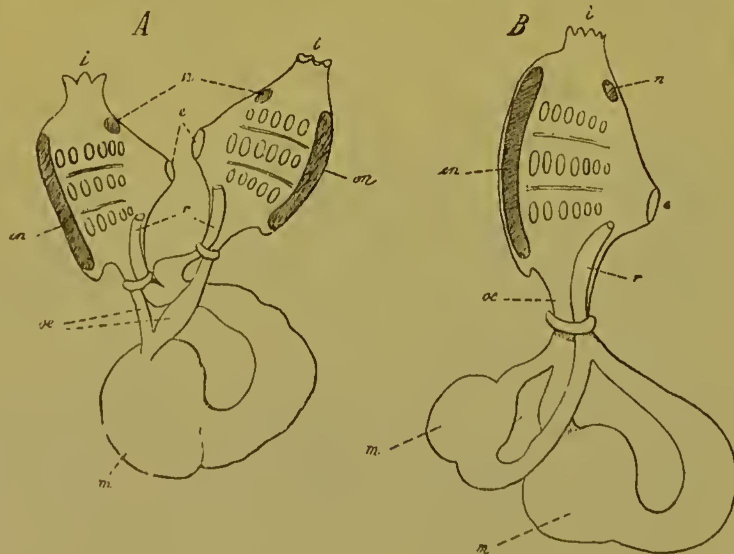


Fig. 821. Entstehung von Doppelmissbildungen durch Entwicklung einer Knospenhälfte bei Trididemnum (nach Della Valle, vereinfacht).

A Zwei Kiemenkörbe an einer Darmschlinge.

B Zwei Darmschlingen an einem Kiemenkorb.

e Egestionsöffnung, *en* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *m* Magen, *n* Ganglion, *oe* Oesophagus, *r* Rectum.

die Thoraxknospe allein zur Ausbildung kommt (Fig. 821 *A*). Die Processe werden vielfach noch dadurch complicirt, dass während der Entwicklung der Knospe an derselben bereits die Anlagen einer durch Knospung erzeugten Enkelgeneration zu erkennen sind. Es kommt auf diese Weise zu merkwürdigen Combinationen verschiedener in der Mehrzahl vorhandener Körperhälften.

Während der Knospungsprocess und die damit verbundene Erzeugung von Doppelindividuen in der Familie der Diplosomidae bereits in der freischwimmenden Larve beginnt, ist dieses bei den echten Didemniden nicht der Fall.

Würden die Angaben von Jourdain nicht vorliegen, so möchte man wohl versucht sein, den merkwürdigen Knospungsvorgang der Didemnidae und Diplosomidae theoretisch auf eine Längstheilung des Mutterindividuums zurückzuführen.

E. Entwicklung der Organe in den ungeschlechtlich erzeugten Individuen.

In Bezug auf die innere Ausbildung der Knospe liegen uns die Mittheilungen von Metschnikoff (No. 41), Ganin (No. 55), Kowalevsky (No. 60 und 61), Giard (No. 57), Della Valle (No. 68), Seeliger (No. 66), Van Beneden und Julin (No. 10), Hjort (No. 59), Oka (No. 64a) u. A. vor. Wir werden unsere Schilderung hauptsächlich auf die grundlegenden Arbeiten Kowalevsky's stützen müssen, welche hinsichtlich der Entwicklung des Nervensystems und des Pericardialsäckchens durch Van Beneden und Julin ihre Ergänzung gefunden haben[1]).

Die Knospe ist ursprünglich ein aus zwei, resp. drei Körperschichten bestehendes Hohlgebilde (Fig. 816 *kn*). Die äussere Schicht ist das Ectoderm (*ec*), welches mit dem Ectoderm des Stolo in continuirlichem Zusammenhange steht. Die innere Schicht, das Entoderm (*en*), umschliesst die primäre Darmhöhle der Knospe, welche bei den Clavellinen und Distomiden in Gestalt eines Divertikels des Epicardialsackes (entodermale Stoloscheidewand) ihren Ursprung genommen hat. Der Zusammenhang zwischen dem Entodermsäckchen der Knospe und dem Epicardialsack bleibt bei den socialen Ascidien (Clavellina und Perophora) sehr lange, oft sogar zeitlebens erhalten. Jene stielförmige Communication, welche das Entodermsäckchen der Knospe mit der Stoloscheidewand in Verbindung setzt, stellt nach Van Beneden und Julin die Anlage des Epicardialsackes und des Pericardialsäckchens des knospenden Individuums dar. Zwischen dem Ectoderm und Entoderm der Knospe dehnt sich die primäre Leibeshöhle aus, in welche frühzeitig Mesodermelemente einwandern, welche die erste Anlage des Mesoderms der Knospe darstellen. In vielen Fällen (besonders bei den Knospen der Distomidae und Botryllidae) kann man auch schon ausserordentlich frühzeitig die Genitalanlage erkennen.

Dies ist bei den uns als Paradigma dienenden Knospen von Distaplia (Kowalevsky's Didemnium styliferum) der Fall (Fig. 822), welche als freie, von Stolo abgetrennte Körper in der Cellulosesubstanz der Colonie zerstreut vorgefunden werden. Man kann in dem Genitalstrang (*g*) der jüngsten dieser Knospen stets mehrere junge Eizellen

1) Die Mittheilungen von Hjort und Oka, welche erst nach Abschluss unseres Manuscriptes erschienen, konnten hier nicht mehr eingehender berücksichtigt werden.

erkennen. Diese Knospen haben aber die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren (Fig. 822 *B*), wobei die jungen Eizellen in der Weise vertheilt werden, dass auf jedes Theilstück eine Eizelle kommt. Kowalevsky ist daher geneigt, diese erstgebildeten Knospen als abgeschnürte Stolonen zu betrachten, deren Theilstücke erst die eigentlichen Knospen darstellen. Neuerdings hat sich Lahille dieser Auffassung angeschlossen.

Die wichtigsten Umwandlungen, durch welche die Knospe in die junge Ascidie übergeführt wird, gehen von dem Entodermsäckchen aus. Dieses vergrössert sich und wird durch zwei von vorn nach hinten fortschreitende Einfaltungen gelappt (Fig. 823 *A*). Hierdurch wird der Zerfall des Entodermsäckchens in drei Parthien eingeleitet, von denen die mittlere als Anlage des Kiemendarmes (Pharynx) bezeichnet werden muss, während die beiden lateralen Säckchen die Anlagen der Peribranchialsäcke darstellen. Die Peribranchialsäcke sind demnach in der Knospe von Distaplia entschieden entodermalen Ursprungs. Die Angaben sämmtlicher Autoren stimmen in dieser Hinsicht vollkommen unter einander überein. Die Peribranchialsäcke umwachsen das mittlere Säckchen seitlich. Sie schieben dabei je einen Zipfel gegen die dorsale Mittellinie vor (Fig. 823 *B*). Indem diese Zipfel gegen einander wachsen und sich mit einander vereinigen, wird die unpaare Cloakenhöhle (Fig. 824 *cl*) gebildet. Inzwischen haben die beiden Peribranchialsäckchen ihre Verbindung mit dem mittleren Hohlraum bereits vollständig eingebüsst.

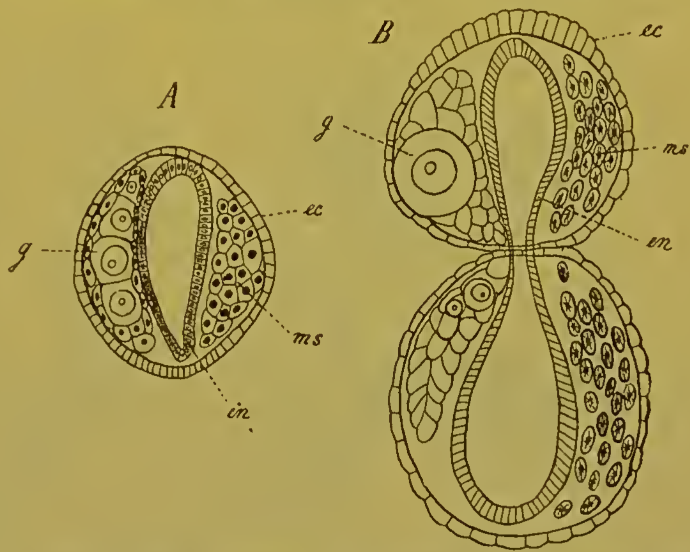


Fig. 822. *A* jüngeres, *B* älteres Entwicklungsstadium von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky). *B* in Zweitheilung.

ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *ms* Mesoderm.

Ein etwas anderer Modus der Abfaltung findet sich nach Kowalevsky bei Perophora. Hier stehen die beiden lateralen Falten von Anfang an derartig unter einander in Verbindung, dass gleichzeitig mit der Abtrennung der Peribranchialsäcke auch ein medianes Verbindungsstück (die Cloakenhöhle) von dem Darmsäckchen abgetrennt wird. In ähnlicher Weise hat Seeliger für Clavellina angegeben, dass zunächst von dem Darmsäckchen, an dessen Dorsalseite ein unpaares Säckchen sich abschnürt, welches als Cloake persistirt und, indem es den Kiemendarm seitlich umwächst, die Peribranchialsäcke bildet. Ebenso beschreibt neuerdings Hjort (No. 59), dass bei den Knospen von Botryllus sich eine einheitliche, sattelförmige Blase von dem inneren Säckchen der Knospe abschnürt, aus welcher der Cloakenraum und die Peribranchialsäcke hervorgehen.

Gleichzeitig mit der Abfaltung der Peribranchialsäcke wächst von dem hinteren Ende des Entodermsäckchens ein unpaarer Blindsack aus

(Fig. 823 *A*, *d*), welcher sich bald nach der linken Seite krümmt und auf diese Weise zur Anlage der Darmschleife wird (Fig. 823 *B*, *d*), an der man später die einzelnen Abschnitte (Oesophagus, Magen und Intestinum) deutlicher unterscheiden kann. Ein von der Pylorusregion entspringendes Divertikel (*dr*) entwickelt sich zur Anlage der sog. darmumspinnenden Drüse (vgl. Fig. 824). Das blinde Ende des Enddarms legt sich an die Cloakenwand an, um mit der letzteren zu verlöthen und schliesslich an dieser Stelle durchzubrechen (Fig. 824 *ed*).

Inzwischen ist auch das Centralnervensystem zur Anlage gekommen. Man bemerkt dasselbe in der Gestalt eines länglichen Rohres (Fig. 823, 824 *n*), welches sich nach hinten in einen soliden Strang fortsetzt. Letzterer entspricht offenbar dem von Van Beneden und Julin beobachteten visceralen Zellstrang (cordon ganglionnaire viscéral). Hinsichtlich der ersten Entstehung des Neuralrohres herrscht unter den bisherigen Angaben keine Uebereinstimmung. Nach Kowalevsky sollte dasselbe

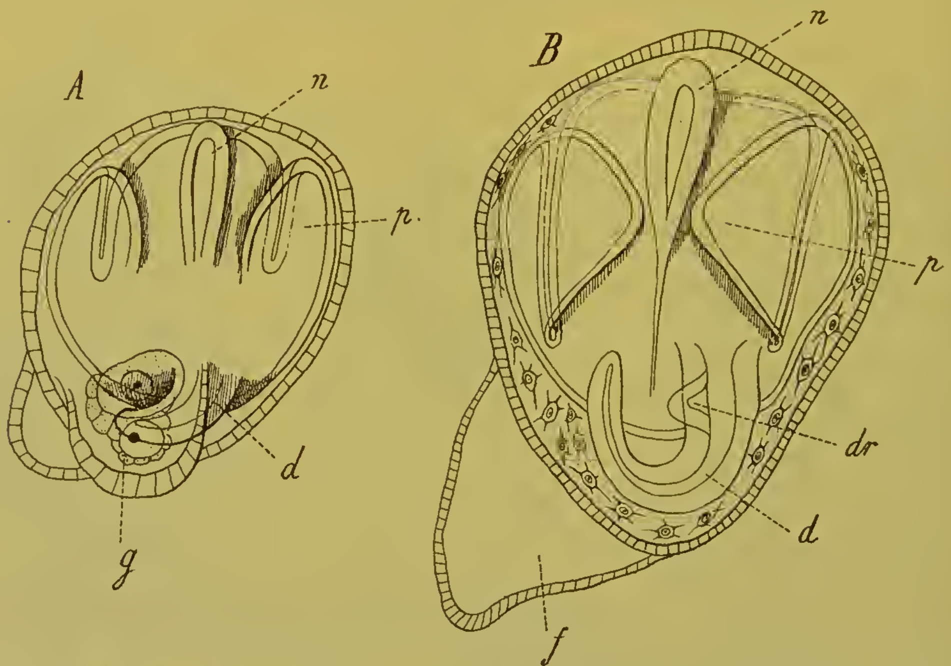


Fig. 823. Zwei Entwicklungsstadien der Knospen von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky).

A jüngeres, *B* älteres Stadium.

d Darmkanal, *dr* darmumspinnende Drüse, *f* Anlage des Stolofortsatzes, *g* Geschlechtsanlagen, *n* Nervenrohr, *p* Peribranchialsäcke.

entodermalen Ursprungs sein und durch eine Rinnenbildung aus der Wand des Kiemendarmes hervorgehen. In ähnlicher Weise schildert auch Hjort (No. 59) die Entstehung des Nervensystems in den Botryllusknospen. Dagegen war Seeliger geneigt, für dasselbe mesodermalen Ursprung für wahrscheinlich zu halten. Die Beobachtungen von Van Beneden und Julin an den Knospen von Clavellina dagegen lassen den ectodermalen Ursprung des Neuralrohres voraussetzen. Das Neuralrohr ist in den frühen Stadien dem Ectoderm dicht angelagert und in dem Bereiche seiner strangförmigen hinteren Fortsetzung erscheint die Grenze zwischen dem Ectoderm und Nervensystem vollständig verwischt (vgl. Fig. 825 *D*—*F*, *n*).

Die Anlage der Genitalorgane zeigt sich dorsalwärts von der Darmschlinge dicht unter dem dorsalen Nervenstrang gelagert (Fig. 825 *E*, *g*, Fig. 824 *g*). Die streng mediane Lagerung dieser Anlage ist besonders deutlich an den Knospen von Clavellina zu erkennen, wo dieselbe erst in späteren Stadien auftritt. Der erste Beginn dieser Bildung ist anscheinend in einem Haufen dicht gedrängter Mesenchymzellen gegeben, in welchem jedoch bald eine Höhle, die primäre Genitalhöhle, bemerkbar wird, um welche die Zellen der Anlage sich epithelartig gruppiren. Ueber die weitere Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane aus dieser ursprünglich einheitlichen Anlage siehe oben pag. 1303.

Von Wichtigkeit sind die Beobachtungen Van Beneden und Julin's über die Verhältnisse des Pericardialsäckchens und des Epicardialrohres. Wir schildern nach den genannten Autoren zunächst die Verhältnisse an einer weiter entwickelten Knospe und zwar an der Hand einer Querschnittserie. Der letzte Schnitt dieser Serie (Fig. 825 *F*) zeigt die hintere Umbiegungsstelle der Darmschleife (*i*) und die ventralwärts von derselben quer sich ausdehnende Scheidewand des Stolos (*st*). Es zeigt sich in Verfolgung der weiter nach vorn gelagerten Schnitte, dass dieselbe direct mit dem Pericardialsäckchen in Zusammenhang steht (Fig. 825 *D*, *pc*). Das Herz (*h*) ist auch hier durch Einstülpung der Wand des Pericardialsackes (*pc*) entstanden. Ein weiter nach vorn gelagerter Schnitt (Fig. 825 *D*) zeigt das doppelte oder gegabelte Ende des Epicardialschlauches (*ep*) der Knospe, welches jederseits dem Pericardialsäckchen dicht anliegt. Wir können nun, während das Pericardialsäckchen immer kleiner wird (Fig. 825 *C*, *pc*) und schliesslich verschwindet (Fig. 825 *B*), das Epicardialrohr (*ep*) bis zur Stelle seiner paarigen weiten Einmündung (Fig. 825 *A*) in den Pharynx (Kiemendarm) nach vorn verfolgen. Mit anderen Worten: von dem Kiemendarme entspringt ventralwärts von der Oesophagusmündung mit paariger Oeffnung das Epicardial-

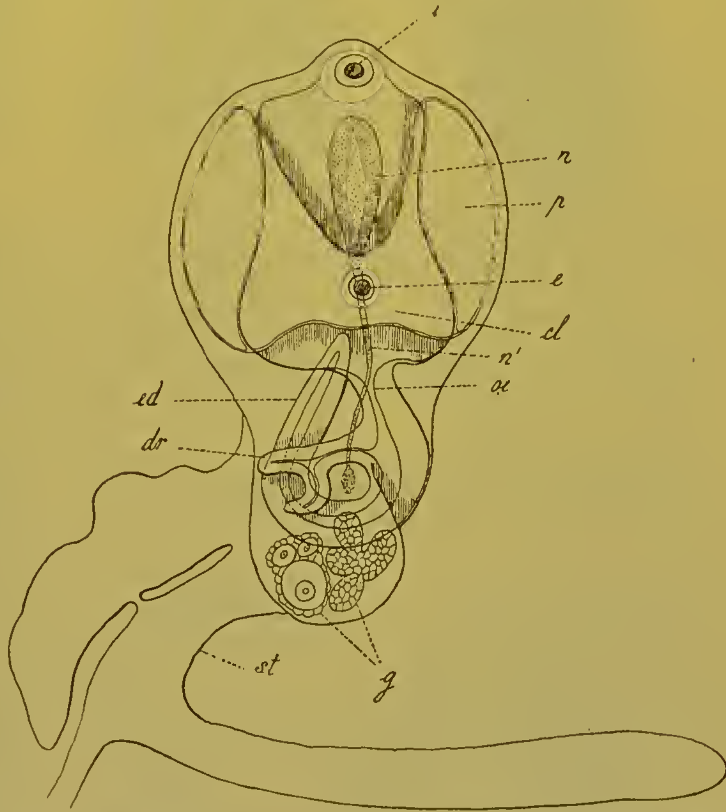


Fig. 824. Dorsalansicht eines späteren Entwicklungsstadiums einer Knospe von Distaplia stylifera (nach Kowalevsky).

cl Cloake, *dr* darmumspinnende Drüse, *e* Egestionsöffnung, *ed* Enddarm, *g* Geschlechtsorgane, *i* Ingestionsöffnung, *n* Nervensystem, *n'* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *p* Peribranchialsäcke, *st* Stoloausläufer.

rohr, welches nach unten sich ausdehnt und mit seinem gegabelten blinden Ende dem Pericardialsäckchen anliegt. Letzteres setzt sich direct in die Stoloscheidewand fort. Querschnittserien durch jüngere Knospen lassen nun erkennen, dass an jener Stelle, an welcher das gegabelte Ende des Epicardialsackes das Pericardialsäckchen berührt (Fig. 825 *D*), eine Durchbrechung vorhanden ist, sodass der Epicardialsack der Knospe mit dem Pericardialraum in Communication steht. Es geht hieraus hervor, dass die Stoloscheidewand, der Pericardialsack und das Epicardialrohr der Knospe nur differenzirte Theile eines und desselben Höhlensystemes darstellen, wenngleich die Verhältnisse in der Knospe nach Van Beneden und Julin andere sind, als wir sie oben für die Larve geschildert haben (vgl. pag. 1294 ff.).

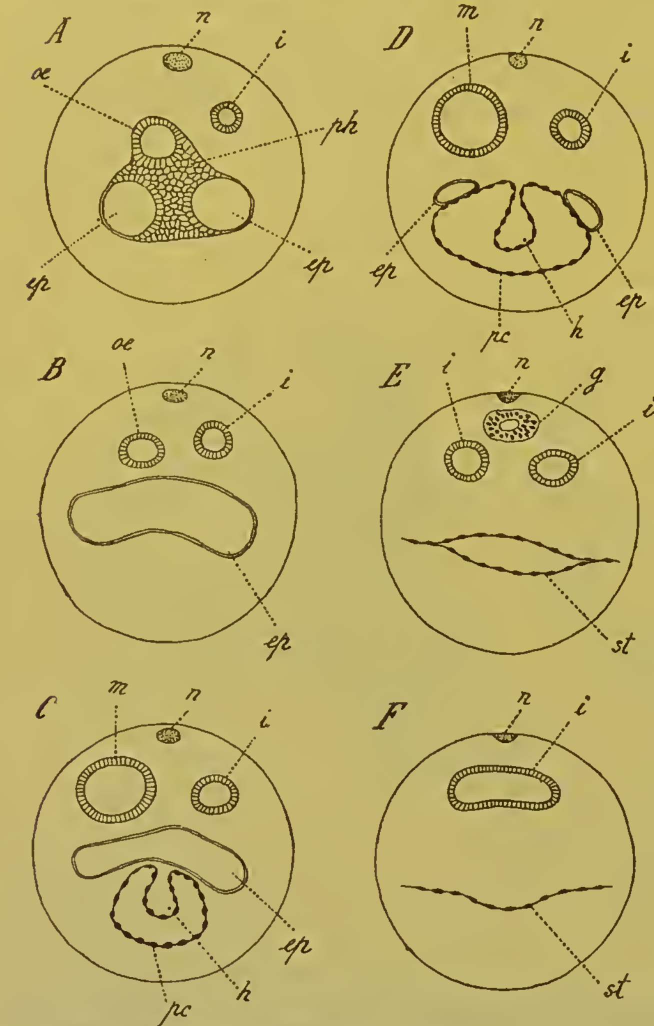


Fig. 825. Schematische Querschnitte durch den hinteren Körperabschnitt einer Knospe von Clavellina (nach Van Beneden und Julin).

ep Epicardialrohr, *g* Genitalsäckchen, *h* Herz, *i* Intestinum, *m* Magen, *n* visceraler Nervenstrang, *oe* Oesophagus, *pc* Pericardialsäckchen, *ph* hintere Wand des Pharynx mit der Einmündung des Oesophagus und den paarigen Mündungen des Epicardialrohres, *st* Stoloscheidewand.

Von den weiteren Entwicklungserscheinungen der Knospe sei nur kurz erwähnt, dass die Kiemenspalten als Durchbrechungen in den sich berührenden Wänden des Pharyngealsackes und der Peribranchialsäcke angelegt werden, dass die Muskeln aus Strängen von Mesenchymzellen hervorgehen und dass die Egestions- und Ingestionsöffnung ihre Entstehung Ectodermeinstülpungen verdanken, welche mit dem Pharynx und der Cloake in Verbindung treten. Der Endostyl wird in Form einer Einfaltung der ventralen Pharynxwand angelegt.

Ganz übereinstimmend mit den hier geschilderten sind die Entwicklungserscheinungen, welche man an den Theilstücken des Postabdomens der Aplididae bei ihrer Regeneration (Fig. 826) beobachtet. Auch hier betreffen die Umwandlungen zunächst das centrale Entodermsäckchen. Wie wir schon oben bemerkt haben (pag. 1364), besteht die erste zu beobachtende Entwicklungserscheinung in einer Er-

weiterung (Fig. 814 *B*, *k*) des proximalen Endes der epicardialen Scheidewand. Es wird hierdurch im proximalen Theil des jungen Individuums ein Entodermsäckchen gebildet, welches sich nach hinten in den nicht erweiterten Theil der Stoloscheidewand fortsetzt. Die proximale Er-

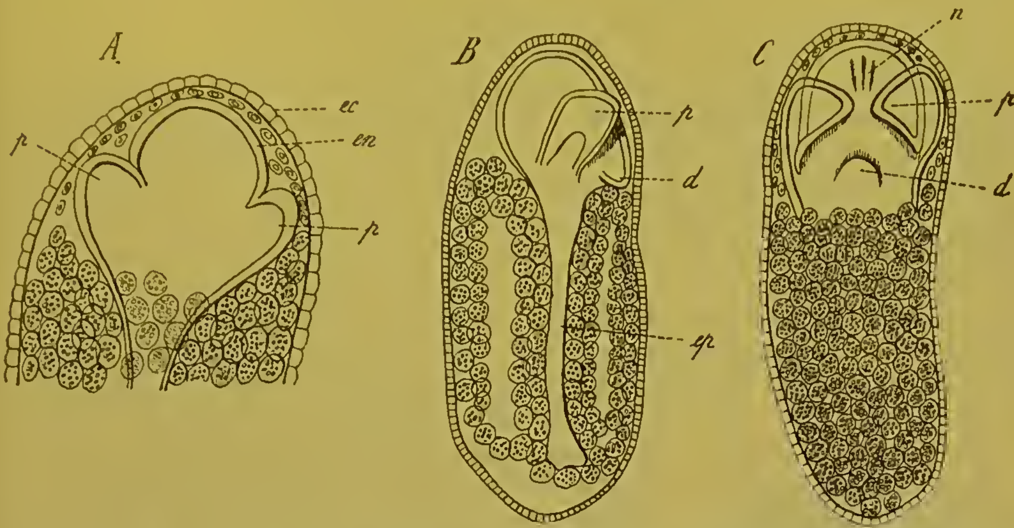


Fig. 826. Drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der sog. Knospen von Amaroecium (nach KOWALEVSKY).

A Dorsalansicht der vorderen Körperparthie.

B Seitenansicht eines älteren Stadiums.

C Dorsalansicht eines noch weiter vorgeschrittenen Stadiums.

d Darmanlage, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *ep* Epicardialfortsatz, *n* Anlage des Nervensystems, *p* Peribranchialsäcke.

weiterung ist die Anlage des gesammten Darmkanals des Individuums, während aus dem nicht erweiterten Theil der Epicardialsack (Fig. 826 *B*, *ep*) (und wahrscheinlich auch das Pericardium) hervorgeht. Ganz wie wir es für die Knospen beschrieben haben, zerfällt auch hier das Entodermsäckchen durch paarige, laterale Einfaltungen in drei Lappen (Fig. 826 *A*, *B*), von denen der mittlere die Anlage des Kiemendarmes, die beiden seitlichen dagegen die Anlagen der Peribranchialsäcke darstellen. Die vollständige Abschnürung dieser letzteren, die Verbindung derselben untereinander (Fig. 826 *C*) zur Herstellung eines medianen, unpaaren, dorsalen Abschnittes (Cloake), die Ausbildung der Kiemenspalten — das alles vollzieht sich in derselben Weise, wie bei den Knospen der Synascidien. Die Anlage des Darmkanals ist auch hier ein kleiner, unpaarer Blindsack (Fig. 826 *B*, *d*), der an der Dorsalseite im hinteren Abschnitte des Entodermsäckchens hervorwächst und sich U-förmig ein-

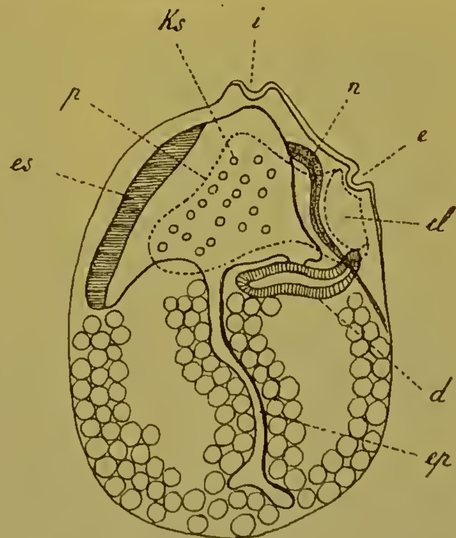


Fig. 827. Späteres Entwicklungsstadium einer sog. Knospe von Amaroecium (nach KOWALEVSKY).

cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialfortsatz, *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialhöhle.

krümmt. Es scheint demnach hier in Bezug auf die Entwicklung der wichtigeren Organsysteme eine vollständige Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei der Knospung zu herrschen.

2. Doliolidae.

Es wurde bereits oben (pag. 1310) erwähnt, dass wir an der ersten Ammengeneration (Fig. 832 *A*) von **Doliolum** zwei Stolonen vorfinden: einen ventralen (*vs*) und einen dorsalen (*ds*), von denen der dorsale bedeutend mächtiger sich entwickelt und schliesslich heteromorphe, als Lateralsprossen und Mittelsprossen bezeichnete Individuen zur Ausbildung bringt. Die beiden Stolonen erscheinen ihrem Baue nach sehr verschieden.

Der Ventralstolo (Fig. 767 *r*, pag. 1309, Fig. 830 *r*, Fig. 832 *A*, *vs*), früher als „rosettenförmiges Organ" bezeichnet und erst von Grobben (No. 79) in seiner Eigenschaft als Stolo prolifer erkannt, erscheint als ein in einer Ectodermeinsenkung gelegener und aus derselben herausragender birnförmiger Zapfen, welcher an seinem Querschnitte (Fig. 829) eine Zusammensetzung aus sieben, mit einander parallel laufenden Strängen erkennen lässt, von denen vier (*k* und *p*) in zwei Paaren angeordnet, die übrigen drei (*n*, *x*, *m*) dagegen unpaar erscheinen. In Bezug auf die erste Entstehung und die spätere Rolle dieser sieben Stränge, welche mit dem sie umhüllenden Ectoderm die Primäranlagen der zu erzeugenden Knospen darstellen, weichen die Angaben von Grobben und Uljanin beträchtlich von einander ab. Beide Autoren stimmen darin überein, dass sowohl von der Pharynxhöhle (Fig. 828 *ph*), als auch von der Cloakenhöhle (*cl*) der Amme je zwei Zapfen nach unten wachsen und eine Mesodermmasse (*m*), über deren Entstehung wir oben (pag. 1310) berichtet haben, zwischen sich nehmen (vgl. Fig. 769 *B*, *d* und *ms'*, pag. 1311). Nach Uljanin würde demnach der Stolo ursprünglich nur aus 5 Strängen zusammengesetzt sein, nämlich aus 2 pharyngealen, 2 cloakalen und dem mittleren Mesodermstrang (Fig. 828). Die Zahl dieser fünf Stränge soll sich dadurch auf sieben vermehren, dass die cloakalen Stränge (*cl'*) unten umbiegen und das umgebogene Ende zu einem neuen Paar von Strängen (*cl''*) auswächst. Aus einer Verschmelzung dieses Paares geht nach Uljanin die spätere Nervenanlage (*n*) hervor, während die Pharyngealstränge (*p*) durch Abspaltung einen unpaaren Mittelstrang (*x*) produciren, in welchem Uljanin die Anlage der Pharynxhöhle der Knospe erblickt. Der unpaare Strang *m* soll die Pericardialanlage darstellen, während die Pharyngealstränge (*p*) zur Genitalanlage, die Cloakalstränge (*k*) zur Anlage der Muskelplatten sich umbilden.

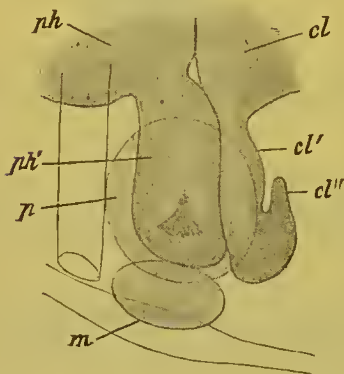


Fig. 828. Junges Entwicklungsstadium des Stolo prolifer (rosettenförmiges Organ) von Doliolum mülleri (nach Uljanin).

cl Cloakenwand des Mutterthieres, *cl'* Auswuchs der Cloakenwand, *cl''* umgebogener Theil desselben, *m* Mesodermhaufen, der an der Bildung des rosettenförmigen Organs Theil nimmt, *p* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynxwand des Mutterthieres, *ph'* Auswuchs der Pharynxwand.

Nach GROBBEN dagegen sollen die Pharyngealstränge (*p*) die paarige Anlage der Pharynxhöhle und des Darms der Knospen, die Cloakalstränge (*k*) die spätere Cloakenanlage darstellen, während die unpaare (aus Verschmelzung paariger Stränge hervorgegangene) Masse *x* als muthmassliche Genitalanlage in Anspruch genommen wird. Der unpaare Strang *m* wird als Anlage der Muskel und des Pericardialsäckchens, die von Anfang an unpaare Masse *n* als Anlage des Nervensystems gedeutet.

Die von dem Ventralstolo (Fig. 830 *r* und *st*) erzeugten Knospen trennen sich von demselben durch quere Einschnürungen ab. Sie weisen denselben Bau, wie der Ventralstolo selbst auf, indem sie aus einer Ectodermhülle und den angeführten sieben Strängen zusammengesetzt erscheinen. Sie sind jedoch nicht fähig, sich an dem Ventralstolo weiter zu entwickeln. Daher hat GROBBEN den Ventralstolo, welcher offenbar dem Stolo prolifer der Ascidien, Pyrosomen und Salpen homolog ist, als einen rudimentären Stolo und die von ihm producirten Knospen als abortive bezeichnet.

Gehen wir zur Betrachtung des Dorsalstolo (Fig. 830 *st'*) der ersten Ammengeneration über, so bemerken wir an einem Querschnitte (nach ULJANIN) einen wesentlich anderen Bau. Wir erkennen das oberflächliche, an der Dorsalseite verdickte Ectoderm, während das Innere des Stolos nur von zwei, durch eine bindegewebige Scheidewand getrennten Blutgefässen eingenommen ist. Allerdings erinnert der Querschnitt dieses Stolos sehr an den gewisser Ascidien, doch ist zu bemerken, dass dort die Scheidewand durch eine entodermale Lamelle (Epicardiallamelle) gebildet wird, während hier nichts davon zu erkennen ist.

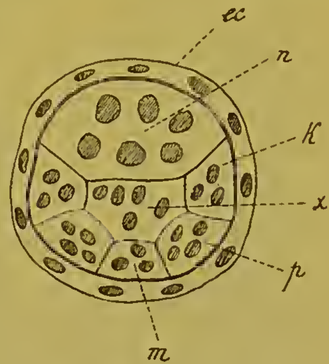


Fig. 829. Querschnitt durch den Ventralstolo resp. durch eine Urknospe von Doliolum (Schema nach GROBBEN und ULJANIN).
ec Ectoderm, *k* Muskelanlagen, *m* Pericardialanlage, *n* Nervenanlage, *p* Genitalanlage, *x* Pharynxanlage (nach ULJANIN).

Die an dem Dorsalstolo als Lateral- (Fig 830 *l*) und Mediansprossen (*m*) sich entwickelnden Knospen gehen nicht selbstständig aus dem Stolo hervor. GROBBEN vermuthete, dass sie alle von einer an der Basis des Dorsalstolos befindlichen „Urknospe“ sich abschnürten. Dagegen hat ULJANIN beobachtet, dass die von dem Ventralstolo (*st*) abgeschnürten Theilstücke die Fähigkeit besitzen, an der Oberfläche des mütterlichen Körpers umherzuwandern. Sie gelangen auf die Weise (*u*, *u'*) auf den Dorsalstolo. Diese wandernden Theilstücke sind die Urknospen, von denen sich die Lateral- und Medianknospen des Dorsalstolos abschnüren. Die ersten auf den Dorsalstolo gelangten Urknospen bleiben an der Basis desselben und produciren durch Theilung Knospen, die sich zu beiden Seiten des Stolos anreihen und zu Lateralknospen (*l*) auswachsen; daher kommt es, dass die Reihe der Lateralsprossen eine fortlaufende, höhere Ausbildung zeigt, wenn man von der Basis des Dorsalstolos gegen dessen distales Ende fortschreitet. Jene Urknospen dagegen, welche in späterer Zeit auf den Dorsalstolo überwandern, verbreiten sich längs der ganzen dorsalen Mittellinie desselben (*u''*). Sie schnüren Knospen ab, welche sich zu Mediansprossen (*m*) entwickeln. Diese Knospen sitzen in alternirend gestellten Gruppen zu beiden Seiten der Urknospenreihe. Die Knospen jeder Gruppe sind ungleich weit ent-

wickelt. Doch lässt sich auch hier ein Fortschreiten der Entwicklung gegen das distale Ende des Stolos erkennen.

Nach Uljanin ist demnach der Ventralstolo der einzige wirkliche Stolo prolifer der Ammenform, während der Dorsalstolo nicht als echter Stolo prolifer betrachtet werden kann, sondern nichts weiter darstellt, als einen der Ernährung der dort sich festsetzenden Knospen dienenden Körperfortsatz, welcher auf die sog. Mantelgefässe der Ascidien zurückgeführt werden könne.

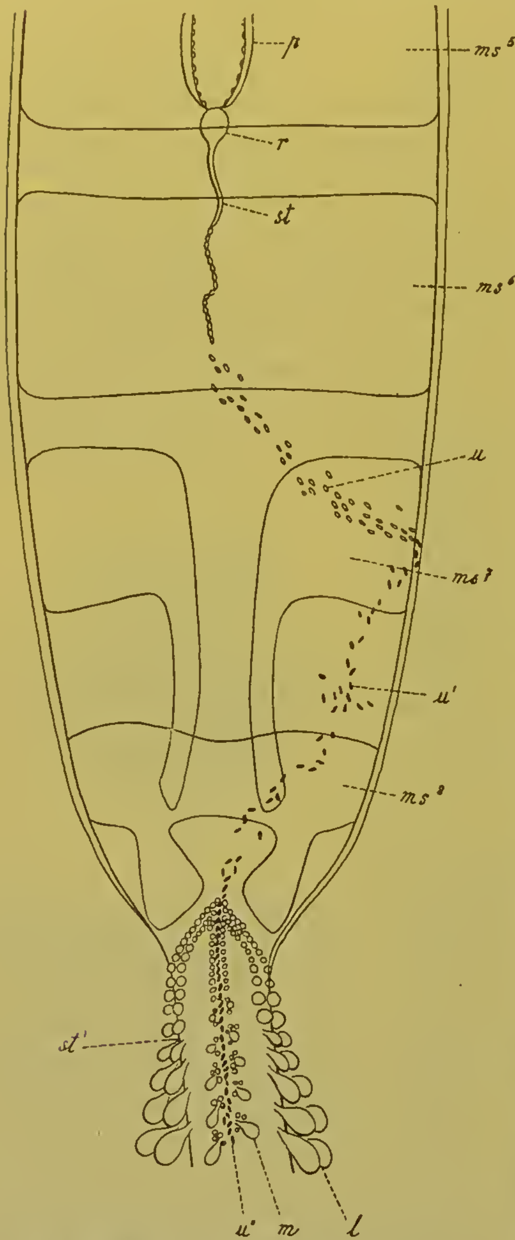


Fig. 830. Dorsalansicht der hinteren Körperparthie einer grossen Doliolum-Amme (nach Barrois).

l Lateralknospen, *m* Medianknospen, ms^5—ms^8 fünfter bis achter Muskelreifen, *p* Pericardium, *r* rosettenförmiges Organ, *st* Ventralstolo, *st'* Dorsalstolo, *u* wandernde Urknospen auf der Ventralseite der Amme, *u'* wandernde Urknospen auf der Dorsalseite, *u''* Urknospen auf dem Dorsalstolo.

Die Dolioliden zeigen demnach eine frühzeitige Abschnürung der Knospen vom Stolo prolifer in ähnlicher Weise, wie wir dies bei den Distomidae beobachtet haben (vgl. pag. 1367 und 1372), bei denen auch die abgeschnürten Knospen sich noch weiter durch Theilung vermehren. Sehr merkwürdig ist bei den Dolioliden die Wanderung der Urknospen und die Entwicklung der Abkömmlinge derselben auf secundärer Lagerstätte. Diese Angaben haben durch die Beobachtungen von Barrois (No. 77) an Doliolum, ferner durch die Beobachtungen an Anchinia und Dolchinia eine Bestätigung erfahren, sodass wir kaum daran zweifeln können. Nach Uljanin sollten die Knospen vermittelst pseudopodienartiger Fortsätze ihrer Ectodermzellen sich weiterbewegen. Nach Barrois dagegen finden sich an dem Ventralstolo von Doliolum zu beiden Seiten Reihen grosser amöboider Zellen, welche sich derart paarweise anordnen, dass auf jede zur Abschnürung gelangende Urknospe ein Paar entfällt (vgl. pag. 1389, Fig. 839 *A*). Diese grossen, amöboiden Zellen sind den Urknospen äusserlich angeheftet und scheinen nicht direct zur Knospe selbst zu gehören. Nach Barrois sind es umgewandelte Zellen des Cellulosemantels, welche mit dem Transport der Urknospen betraut sind. Aehnlich verhalten sich die Knospen von Anchinia und die Urknospen von Dolchinia.

Die Mediansprossen und Lateralsprossen unterscheiden sich wesentlich in Gestalt und Function von einander. Die ausgebildeten Lateralsprossen (Fig. 831) sind asymmetrische, kurzgestielte Individuen, bei denen durch die Entwicklung des Körpers nach der Höhendimension die charakteristische Tönnchenform verschwunden ist. Ihre Gestalt kann mit Gegenbaur der eines kurzgestielten, tief ausgehöhlten Löffels verglichen werden. Die Höhlung des Löffels wird durch die mit weiter Ausmündung sich öffnende Pharyngealhöhle dargestellt, die Rückwand desselben durch die nach hinten etwas ausgebuchtete Kiemenlamelle. Die in der Knospe angelegte Cloakenhöhle und ihre Mündung sind bis zum vollständigen Verschwinden erweitert. Die Kiemenspalten führen daher aus dem Pharynxraum frei nach Aussen. Der Darmkanal (*d*) ist wohlentwickelt, das System der Muskelreifen nur durch wenige Rudimente vertreten, die Geschlechtsanlage, die in der Knospe sich vorfindet, wird im Verlaufe der weiteren Entwicklung unterdrückt. Die Lateralsprossen sind nicht dazu befähigt, nach der Abtrennung vom Dorsalstolo ein selbstständiges Leben zu führen. Sie pflanzen sich auch auf keine Weise fort. Ihre ausschliessliche Function ist die der Nahrungsaufnahme und der Respiration, wodurch die Nährstoffe für die übrigen Knospen des Dorsalstolo sowohl, als auch für die Amme selbst, die ihres Darmkanals verlustig gegangen ist (vgl. oben pag. 1311), herbeigeschafft werden. Sie entsprechen den Nährpolypen eines Siphonophorenstockes (Fol) und werden daher von Uljanin als Ernährungsthiere bezeichnet.

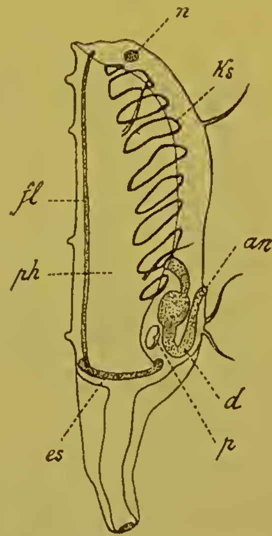


Fig. 831. Lateralspross von Doliolum mülleri (nach Grobben).
an Afteröffnung, *d* Darmkanal, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *p* Pericardialsäckchen und Herz, *ph* Pharynx.

Dagegen lösen sich die Mediansprossen, nachdem sie ihre vollständige Ausbildung erlangt haben, von dem Dorsalstolo der ersten Ammengeneration los und führen ein freies, pelagisches Leben. Diese Individuen (Fig. 832 *B*) stimmen in der Ausbildung ihres Körpers vollständig mit der tönnchenförmigen Geschlechtsgeneration überein, von der sie sich nur durch den Mangel der Geschlechtsorgane (welche auch hier in der Knospe rückgebildet werden) und durch das Vorhandensein eines ventralen, dem hinteren Körperende genäherten Fortsatzes (*st*) unterscheiden, welcher aus dem Stiel, mit dem die Mediansprosse dem Dorsalstolo der Ammengeneration aufsass, hervorgegangen ist und der die Knospen der Geschlechtsgeneration (*g*) trägt. Letztere dachte man sich früher gewöhnlich von den Mediansprossen selbst producirt, daher man die freigewordenen Mediansprossen auch als zweite Ammengeneration zu bezeichnen pflegte. Sie stammen jedoch, wie Grobben beobachtete, sämmtlich von einer an der Basis des erwähnten Fortsatzes befindlichen Urknospe, welche nach Uljanin nicht von der Mediansprosse selbst producirt sein soll, sondern einen directen Abkömmling jener auf den Dorsalstolo der ersten Ammengeneration übergewanderten Urknospen (Fig. 830 *u''*) darstellen soll. Für Uljanin ist daher die Mediansprosse nur das Pflegethier für die zu Geschlechtsthieren sich ausbildenden Knospen.

Nach ULJANIN kommt demnach in dem ganzen Generationscyclus von Doliolum nur ein einziger echter Stolo prolifer zur Ausbildung, der Ventralstolo, welcher allein zur Production von Urknospen befähigt ist. Sämmtliche von diesen Urknospen producirte, zur Ausbildung gelangende Individuen stellen nach ULJANIN nur die heteromorphen Bildungsformen einer und derselben Generation, der Geschlechtsgeneration, dar, sei es, dass sie als Ernährungsthiere oder Pflegethiere ihrer Geschlechtsorgane verlustig werden, sei es, dass sie zu wirklichen Geschlechtsthieren (Fig. 832 *C*) sich umbilden.

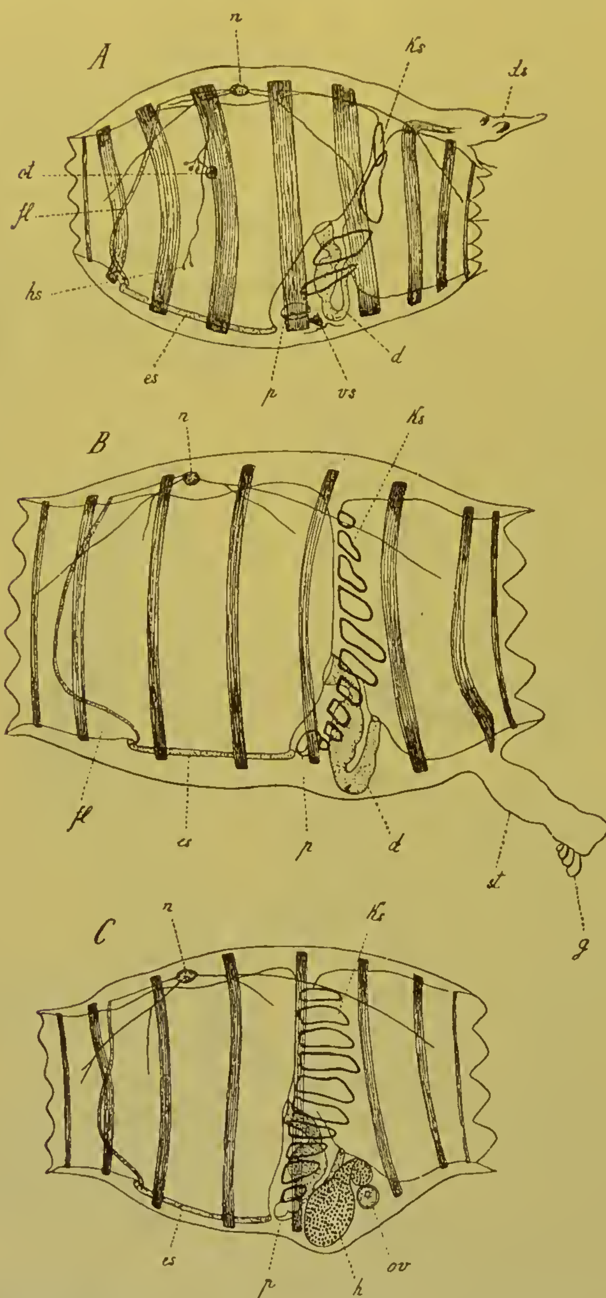


Fig. 832. *A* Junge Amme von Doliolum mülleri.

B sog. Pflegethier dieser Art.

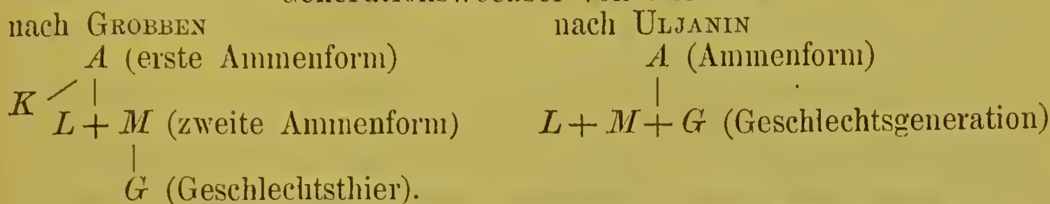
C geschlechtsreifes Individuum dieser Art (nach GROBBEN).

d Darmkanal, *ds* sog. Dorsalstolo der Ammenform, *es* Endostyl, *fl* Flimmerbogen, *g* Knospen der Geschlechtsgeneration, *h* Hoden, *hs* Hautsinnesorgane, *ks* Kiemenspalten, *n* Ganglion, *ot* Gehörorgan, *ov* Ovarium, *p* Pericardialsäckchen und Herz, *st* Anheftungsstiel des Pflegethieres mit Knospen der Geschlechtsgeneration (*g*), *vs* Ventralstolo der Ammenform (sog. rosettenförmiges Organ).

Nach der Auffassung GROBBEN's dagegen, welche sich im Wesentlichen an die GEGENBAUR's anschliesst, besteht der Generationscyclus von Doliolum in der Aufeinanderfolge von zwei ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Generation. GROBBEN bezeichnet demnach die aus dem Ei erzeugte Form, welche von dem Geschlechtsthiere wesentlich verschieden ist, als erste Ammengeneration *A*. Von den beiden dieser Form entstammenden, heteromorphen Formen (Lateralsprossen *L* und Mediansprossen *M*) erzeugen die Mediansprossen in ihrer Eigenschaft als zweite Ammengeneration die geschlechtsreife Generation *G*. Einen Seitenzweig des Generationscyclus würden die abortiven, von dem Ventralstolo producirten Knospen *K* darstellen. Die Ansichten

Grobben's und Uljanin's lassen sich demnach in folgendem Schema gegenüberstellen.

Generationswechsel von Doliolum



Es erhellt aus dieser Gegenüberstellung, dass, wenn sich die Anschauungen Uljanin's bewahrheiten, der Generationswechsel von Doliolum sich völlig an den der Salpen anschliessen würde, indem er in beiden Fällen in der Aufeinanderfolge einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Generation bestehen würde. Der einzige Unterschied wäre der, dass die von der ungeschlechtlichen Generation producirten Urknospen sich bei Doliolum durch Theilung vervielfältigen und dass die Geschlechtsgeneration in drei verschiedenen Gestalten (*L*, *M* und *G*) zur Ausbildung käme. Es wäre auf diese Weise auch erklärt, warum die Mediansprossen ihrem Baue nach vollständig mit der Geschlechtsgeneration übereinstimmen (vgl. Fig. 832 *B* und *C*).

Wir haben noch zu schildern, in welcher Weise die Entwicklung der jungen, von den Urknospen abgeschnürten Knospen abläuft. Nach den Mittheilungen Uljanin's scheint es, dass die Entwicklung der Knospen, gleichviel ob sie sich zu Lateralsprossen, Mediansprossen oder Geschlechtsthieren umbilden, ziemlich übereinstimmend verläuft, sodass wir uns hier mit der Schilderung der Entwicklung der Lateralsprossen begnügen können. Die jungen, eben abgeschnürten Knospen weisen denselben Bau auf, wie die Urknospen und wie der Ventralstolo. Sie bestehen aus einer äusseren Ectodermlage und aus den obenerwähnten sieben Strängen. Wir haben oben (pag. 1378) auf die Differenzen hingewiesen, welche zwischen Grobben und Uljanin bezüglich der Bedeutung dieser sieben Stränge für die weitere Entwicklung der Knospe bestehen. Die Angaben über die Art, wie die junge Knospe aus diesen sieben Primäranlagen sich aufbaut, sind bisher ziemlich dürftig. Es erforderte dieser Punkt weitere Untersuchung.

Die jungen Knospen (Fig. 833 *A*) stellen von dem Momente an, in welchem sie sich von der Urknospe abschnüren, einen vollkommen selbstständigen, rings von Ectoderm umschlossenen Organismus dar, der wie ein Parasit dem Mutterthiere (resp. Pflegethiere) äusserlich angeheftet ist. Diese Anheftung wird vermittelst einer sohlenförmigen, verdickten Parthie des Ectoderms (*ec*) bewerkstelligt. Die jüngsten, von Uljanin beobachteten Knospen zeigten bereits etwas gestreckte Körperform. Die im Innern befindlichen, aus den sieben Strängen hervorgegangenen Organanlagen hatten eine gewisse Verschiebung erlitten, über welche jedoch Uljanin keine bestimmteren Angaben macht. Wir können nun an der Knospe eine Dorsal- und Ventralseite unterscheiden. Die Dorsalseite ist von der umfangreichen Nervensystemanlage (*n*) eingenommen. An der Ventralseite findet sich die Pericardialanlage (*p*). Zwischen beiden ist die Pharyngealanlage (*ph*) zu erkennen, während die paarigen Genitalanlagen (*g*), zu einer gemeinsamen Zellmasse vereinigt, in die Nähe der Anheftungssohle gerückt sind. Eine an dem hinteren Ende der Nervensystemanlage entstehende Ectodermeinstülpung (*cl*) stellt die

Anlage der Cloake dar. Es ist dies einer der Hauptpunkte, hinsichtlich deren die Schilderung ULJANIN's von der GROBBEN's abweicht. Nach GROBBEN soll die Cloake aus paarigen, bereits in der Urknospe vorhandenen Anlagen (den Strängen *k* in Fig. 829) hervorgehen. Zu beiden Seiten des Körpers haben sich die dem Ectoderm dicht anliegenden Muskelplatten (*m*) beträchtlich ausgebreitet.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung entsteht in der Pharyngealanlage eine sich allmählich vergrössernde Höhle (Fig. 833 *B*, *ph*), welche bald unter Vermittlung einer gegenüber der Cloakenöffnung entstehenden Ectodermeinstülpung eine Ausmündung nach Aussen (Ingestionsöffnung *i*) gewinnt. Nun schnüren sich von den Muskelplatten die in der Umgebung der Cloakenöffnung und der Ingestionsöffnung gelegenen Muskelreifen ab. Die Pharyngealhöhle treibt zwei platte, lamellenförmige, gegen die Dorsalseite gerichtete Divertikel (*l*), welche — wie bereits GROBBEN erkannte — die Nervensystemanlage (*n*) seitlich umfassen.

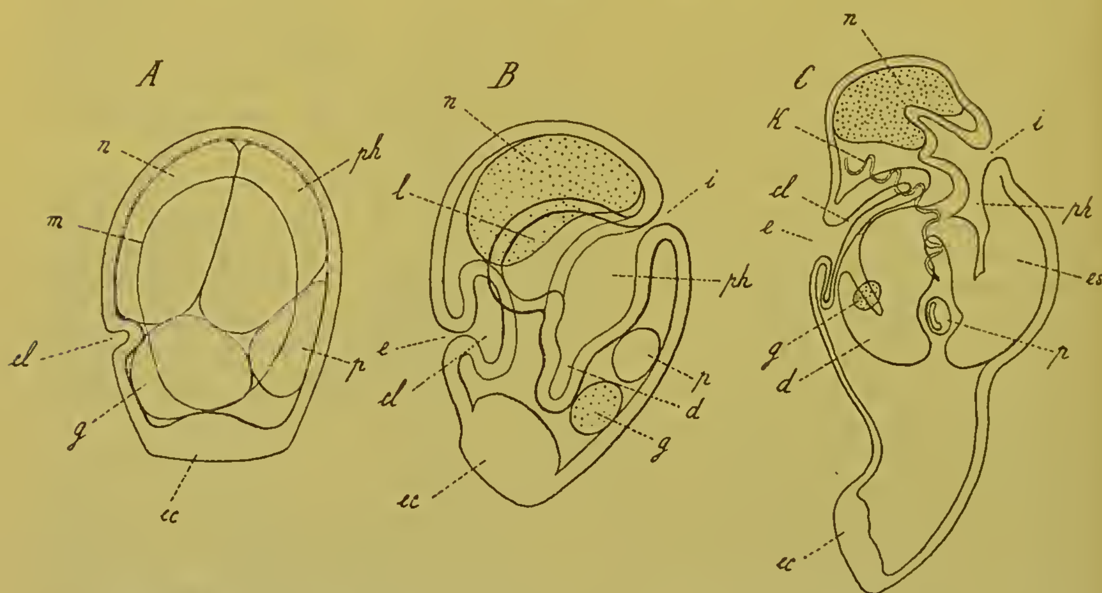


Fig. 833. Schematische Seitenansichten dreier Knospenstadien der Lateralsprossen von Doliolum (*A* und *B* nach ULJANIN, *C* nach GROBBEN).
cl Cloake, *d* Darmanlage, *e* Egestionsöffnung, *ec* basale Ectodermverdickung, *es* Endostylanlage, *g* Genitalanlage, *i* Ingestionsöffnung, *k* Kieme, *l* seitliche Ausstülpungen der Pharynxhöhle, *m* Umriss der Muskelplatten, *n* Nervenanlage, *p* Pericardialanlage, *ph* Pharynxanlage.

Diese Divertikel sollen nach ULJANIN hauptsächlich an der Bildung der Kiemenlamelle betheiligt sein. Ein von der Pharyngealhöhle nach hinten entwickelter Fortsatz (*d*) wandelt sich in den Darmkanal der Knospe um, und legt sich mit seinem blinden Ende der Wand der sich beträchtlich erweiternden Cloakenhöhle (*cl*) an. Letztere verbreitet sich besonders nach den Seiten des Körpers, sodass sie, wie GROBBEN beobachtete, in einem gewissen Stadium einen brillenförmigen Anblick darbietet. Sie legt sich mit ihren seitlichen Ausbreitungen an die flügelförmigen Fortsätze der Pharynxhöhle (*l*) an. Indem hier die Cloakenwand und die Pharyngealwand sich aneinanderlegen, entsteht die Kiemenlamelle (Fig. 833 *C*, *k*), in welcher sodann die Kiemenspalten zum Durchbruche kommen. Die Anlage des Centralnervensystems erleidet völlig dieselbe Umwandlung, welche wir oben für die aus dem Ei kommende Larve

beschrieben haben (pag. 1309). Eine nach vorn gerichtete Verschmälerung wandelt sich in die Flimmergrube, ein hinterer Fortsatz in einen unpaaren vom Ganglion abgehenden Nerven um, während aus der mittleren Parthie der Anlage sich das Ganglion und der subganglionäre Körper entwickeln. Die Entwicklung des Pericardialsäckchens (*p*) und des Herzens scheint auf gleiche Weise, wie in der Larve, nach dem für sämmtliche Tunicaten gleichmässig giltigen Schema zu erfolgen. Die Genitalanlage (*g*) wird bei den Lateralknospen rückgebildet. Man kann sie noch eine Zeit lang an der linken Seite der Darmschlinge als Zellhaufen erkennen. Bei den zu Geschlechtsthieren sich entwickelnden Knospen zerfällt diese Anlage in zwei ungleich grosse Parthien, von denen die vordere kleinere zum Ovarium, die grössere hintere zum Hoden sich umbildet.

Die Differenzen, durch welche sich die Knospen der Lateralsprossen, Mediansprossen und der Geschlechtsthiere hinsichtlich ihrer späteren Entwicklung unterscheiden, erklären sich aus der verschiedenen Gestaltung der ausgebildeten Formen. Demzufolge kommt bei den Mediansprossen und Geschlechtsthieren immer mehr die charakteristische Tönnchenform zur Ausbildung, während die Lateralsprossen sich nach der Höhendimension vergrössern und — wie wir oben angedeutet haben — unter zunehmender Erweiterung des Cloakenraumes und der Egestionsöffnung die etwas asymmetrische Löffelform gewinnen.

Wir haben hier die merkwürdigen, noch ungenügend bekannten Genera **Anchinia** und **Dolchinia** anzuschliessen, welche nach dem Bau ihrer Kieme den Uebergang zwischen Pyrosoma und Doliolum vermitteln. Von diesen Gattungen kennt man nur Theilstücke von abgetrennten Stolonen, während die aus dem Ei sich entwickelnde ungeschlechtliche Ammenform, welche diese Stolonen producirt, noch unbekannt ist. Wir werden diese Stolonen dem Dorsalstolo der ersten Ammengeneration von Doliolum vergleichen müssen. Im Allgemeinen bestehen diese Stolonen aus einem im Querschnitte runden Rohre (Colonialrohr, Fig. 834 *c*), welches aus einer einfachen Lage von platten Ectodermzellen gebildet erscheint. Das Innere ist von einer Gallertmasse erfüllt, in welcher Mesodermzellen verschiedener Gestalt eingebettet erscheinen. Die äussere Oberfläche des von einem Cellulosemantel überzogenen Ectodermrohres trägt die verschiedenen Knospen (*z*), welche in ihren späteren Entwicklungsstadien vermittelst eines Stieles auf einer verdickten Stelle des Ectoderms aufgewachsen erscheinen. Die Knospen sind also auch hier, wie bei Doliolum, dem sog. Stolo nur äusserlich aufgewachsen. Die Knospen erscheinen nach der Länge des Stolos unregelmässig angeordnet. Wir finden ganz junge Knospen zwischen halb ausgebildeten und vollkommen entwickelten. Dagegen zeigt sich am Querschnitt eine derartige Anordnung, dass die jüngsten Knospen die dorsale Mittellinie einnehmen, während die älteren Knospen zu beiden Seiten am Stolo herabrücken (Fig. 834).

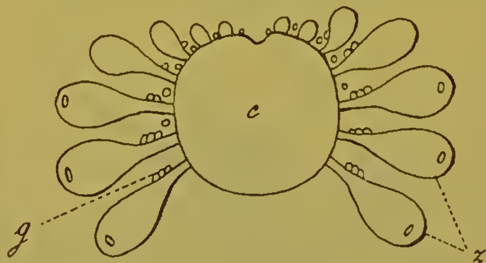


Fig. 834. Schematischer Querschnitt durch das Colonialrohr von Dolchinia (nach Korotneff).
c Colonialrohr, *g* Knospen der Geschlechtsindividuen, *z* Zooide.

Unter den als Anchinia bezeichneten Colonien kennt man drei verschiedene Formen, welche von Barrois (No. 77) als Bruchstücke eines und desselben Stolos betrachtet werden:

I. Bruchstücke mit Zooiden, welche auch im entwickelten Zustande verhältnissmässig klein bleiben und welche weder Geschlechtsorgane zur Entwicklung bringen, noch sich durch Knospung fortpflanzen. Diese Zooide unterscheiden sich von denen der Geschlechtsgeneration (III) durch den Mangel der drei Pigmentflecke und der papillenförmigen Fortsätze über den Körperöffnungen. Dagegen findet sich eine Pigmentanhäufung an der Basis des Stieles (Fig. 835 *A*, *pd*). An der Dorsalseite des Rohres, welches diese Zooide trägt, bemerkt man einen längsverlaufenden geschlängelten Schlauch (Fig. 836 *st*), anscheinend aus Ectoderm und Entoderm bestehend (Fig. 836 *B*), welchen Barrois als den eigentlichen Stolo prolifer in Anspruch nimmt, von dem die Knospen der vorliegenden Generation als seitliche Auswüchse entspringen.

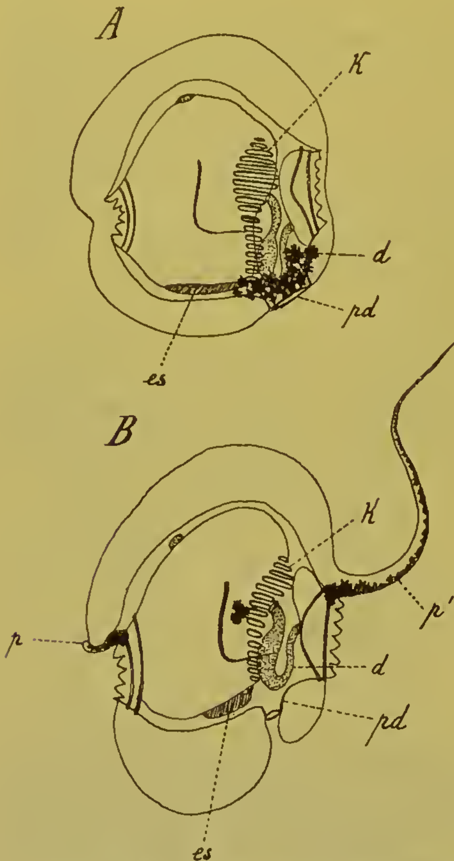


Fig. 835. *A* Erste ungeschlechtliche Generation von Anchinia.
B Geschlechtsgeneration (nach Barrois).
d Darmkanal, *es* Endostyl, *k* Kieme, *p* Papille oberhalb der Ingestionsöffnung, *p'* Papille oberhalb der Egestionsöffnung, *pd* Pedunculus.

II. Bruchstücke mit Zooiden, welche sich in der Gestalt der geschlechtsreifen Form (III) anschliessen und auch Geschlechtsorgane in der Anlage enthalten. Diese Anlage wird jedoch später rückgebildet. Auch diese Zooide, welche wir den Pflegethieren von Doliolum vergleichen dürften, scheinen sich in keiner Weise, weder geschlechtlich noch ungeschlechtlich, fortzupflanzen. Sie dienen aber auch nicht zur Ernährung der Knospen der Geschlechtsgeneration; denn letztere sitzen selbstständig auf dem Colonialrohr. An dem Rohre dieser Bruchstücke kann man den oben als Stolo prolifer erwähnten Schlauch nicht mehr beobachten; dagegen finden sich Ansammlungen kleinster Knospen, welche Barrois durch Zerfall aus dem Stolo prolifer hervorgehen lässt.

III. Bruchstücke mit geschlechtsreifen Zooiden (Fig. 835 *B*). Diese sind durch den Besitz je eines papillenförmigen Fortsatzes (*p*, *p'*) über der Ingestionsöffnung und über der Egestionsöffnung ausgezeichnet, von denen der letztere besonders mächtig wird. An diesen Fortsätzen finden sich Pigmentanhäufungen; ein dritter Pigmentfleck nimmt die Mitte des Körpers ein. Die Zooide sind durch ihre hohe Körpergestalt und die Verkürzung des Endostyls (*es*) ausgezeichnet. Die jungen Knospen, aus denen diese Zooide hervorgehen, finden sich an dem Colonialrohr zwischen den ausgebildeten Zooiden verstreut.

Barrois vergleicht die Zooide der Form I mit den Lateralknospen von Doliolum und die Zooide der Form II mit den Pflegethieren der letzteren Form. Die drei verschiedenen Formen der ungeschlechtlich erzeugten Gene-

ration würden an den Colonien von Anchinia successive zur Entwicklung kommen und einander ersetzen. An den jüngsten Stolonen kommen Zooide der Form I zur Ausbildung, später, wenn sich der eigentliche Stolo prolifer in Theilstücke auflöst, werden nur mehr Zooide der Form II gebildet, um zum Schluss durch die geschlechtsreife Form ersetzt zu werden.

Die Knospung der Anchinia ist am ausführlichsten durch Barrois (No. 77) beschrieben worden und ist nach mancher Hinsicht von grossem Interesse. Es scheint, dass die Entwicklung der Knospen der drei verschiedenen Formen im Allgemeinen sehr übereinstimmend abläuft, wenngleich gewisse Unterschiede in der Zeit und Art der Entwicklung der Organe, auf welche wir hier nicht näher eingehen können, vorherrschen. Während der Stolo prolifer von Doliolum aus einer Anzahl längsverlaufender Stränge zusammengesetzt ist und demzufolge die jüngsten Knospen schon die Anlagen der wichtigsten Organe getrennt erkennen lassen, zeigt der Stolo prolifer von Anchinia (Fig. 836 *B*) nur ein Ectoderm und eine innere Zellmasse, welche von Barrois als Entoderm bezeichnet wird. Den gleichen Bau zeigen die jüngsten, sehr kleinen Knospen, an denen man eine Ectodermschicht und eine centrale Zellmasse unterscheiden kann. Aus letzterer gehen durch Differenzirungen, welche bisher nicht genauer bekannt geworden sind, das Nervensystem, der Darmkanal (Pharynx + eigentlicher Darm), das Pericardialsäckchen und (bei der Form II und III) die Anlage der Geschlechtsorgane, welche sehr frühzeitig auftritt, hervor. Von besonderem Interesse sind gewisse Punkte in der späteren Entwicklung der Form I, welche eine auffallende Uebereinstimmung in der Entwicklung dieser Knospen mit der Entwicklung der Ascidienembryonen erkennen lassen. Das Nervensystem stellt ein längs der Dorsalseite der Knospe hinziehendes Rohr dar (Fig. 837 *A*, *n*), welches die ganze Länge des Körpers einnimmt. Aus der vorderen Parthie desselben geht das Ganglion und die Flimmergrube hervor, während der hintere Abschnitt desselben sich in einen unpaaren Nervenstrang umwandelt (Fig. 837 *B*), welcher nach hinten zieht und mit einem visceralen Ganglion endigt. Dieser Nerv entspricht wohl dem von Uljanin bei Doliolum beobachteten und als Nervus branchialis bezeichneten Strange. Er dürfte das Homologon des von Van Beneden und Julin (No. 7) bei Ascidien gefundenen „Cordon ganglionnaire viscéral" darstellen. Die Peribranchialsäcke entstehen aus paarigen Ectodermeinstülpungen (*cl*), welche durchaus an die „Cloakenbläschen" der Ascidienlarven und an die entsprechenden Anlagen im Pyrosomaembryo erinnern. Diese paarigen Ectodermeinstülpungen vergrössern sich und treffen auf zwei seitliche, flügelförmige Aussackungen des Pharynx, welche ihnen

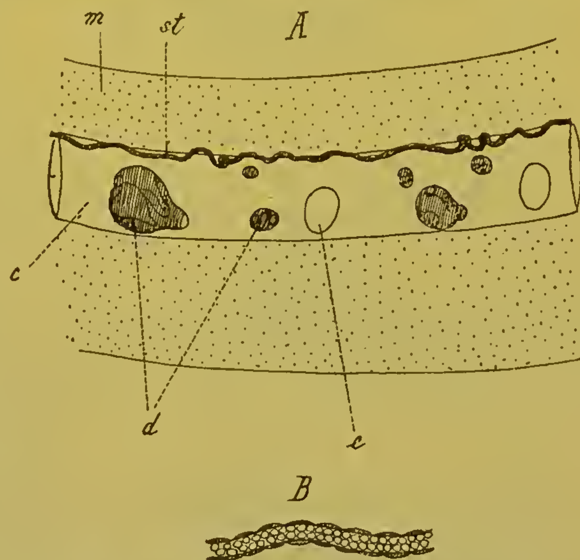


Fig. 836. *A* Stück eines Anchinia-Stolos (nach Barrois).
c Colonialrohr, *d* jüngere Knospen, *e* Ansatzstellen älterer Individuen, *m* Cellulose-Mantel, *st* eigentlicher Stolo prolifer.
B Stück des Stolo prolifer, stärker vergrössert.

entgegenwachsen. Indem sich die Wände dieser Aussackungen an die der Peribranchialsäcke dicht anlegen, wird die Kiemenlamelle gebildet, in welcher bald die Kiemenspalten zum Durchbruche kommen. Die eigentliche Cloakenhöhle im engeren Sinne geht aus einer Verschmelzung der beiden Ectodermeinstülpungen in ähnlicher Weise hervor, wie wir dies oben für die Ascidien (pag. 1293) geschildert haben. Eine weitere Uebereinstimmung mit der Ascidienentwicklung ergiebt sich in der Art der Ausbildung des Pericardialsäckchens (Fig. 837 *B*, *p*), welches auch hier ein Derivat des Entoderms darstellt. Es entwickelt sich als ein ursprünglich solider Auswuchs des Pharynx, in dessen Innerem bald ein Lumen zur Ausbildung kommt. Dasselbe tritt in Communication mit der Pharynxhöhle, sodass die ganze Anlage nun ein Divertikel des Pharynx darstellt, welches seiner Lage nach dem hinteren Ende der Endostylanlage (*es*) entspricht. Von diesem Divertikel schnürt sich in späteren Stadien das Pericardialsäckchen ab. Es ist wahrscheinlich, dass ein Theil des Divertikels auch hier als Epicardium erhalten bleibt (vgl. oben pag. 1294).

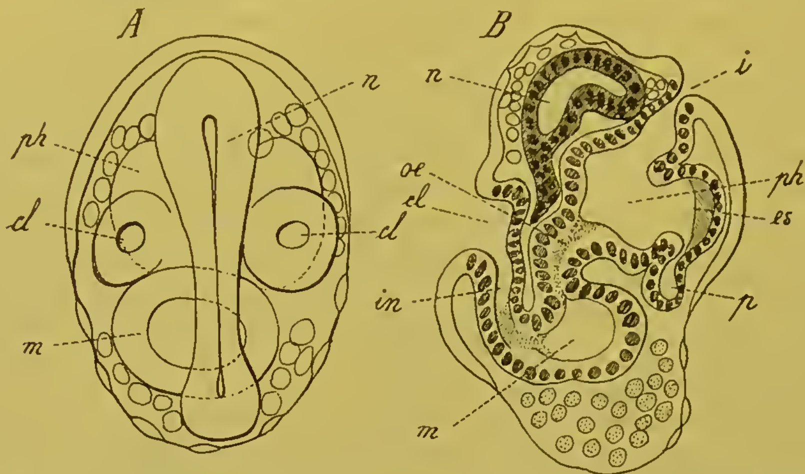


Fig. 837. *A* Dorsalansicht einer Knospe der ersten ungeschlechtlichen Form von Anchinia.
B Medianschnitt durch ein älteres Stadium (nach Barrois).
cl Cloakenanlage (in *A* paarig), *es* Endostyl, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *m* Magen, *n* Nervensystem, *oe* Oesophagus, *p* Pericardialanlage, *ph* Pharynx.

Von der als **Dolchinia** (Korotneff, No. 82) bezeichneten Form kennt man nur Colonien mit Zooiden, welche der Form II und III von Anchinia (resp. den Pflegethieren und Geschlechtsgemmen von Doliolum) entsprechen (Fig. 838). Hier sitzen die Individuen

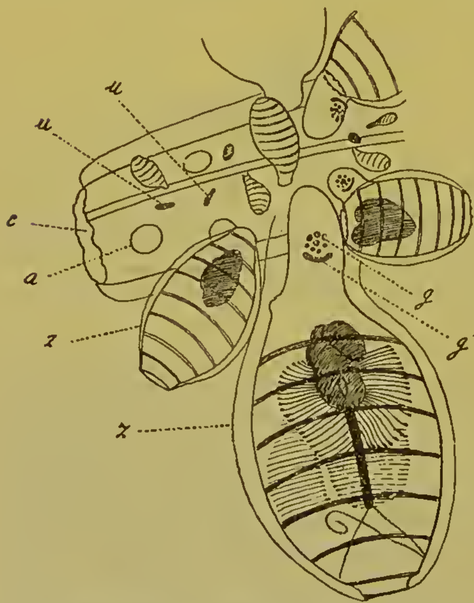


Fig. 838. Stück eines Colonialrohres von Dolchinia mit Zooiden (nach Korotneff).
a Ansatzstellen von älteren Zooiden, *c* Colonialrohr, *g* Knospen der Geschlechtsindividuen, *g'* Urknospe der Geschlechtsgemmen, *u* wandernde Urknospen, *z* Zooide.

der Form II (Pflegethiere) dem gemeinsamen Colonialrohr dicht gedrängt auf, während die Geschlechtsgemmen (*g*) an dem Pedunculus dieser Individuen (also in ähnlicher Weise wie bei Doliolum) zur Entwicklung kommen. Diese Pflegethiere von Dolchinia (*z*) lösen sich sehr leicht von der Gesammtcolonie ab, um selbstständig pelagisch weiterzuleben. Ebenso lösen sich die ausgebildeten Geschlechtsthiere von den Pflegethieren ab. Auf dem Colonialrohr bemerkt man umherwandernde Urknospen (*u*). Der Transport dieser Knospen wird (wie bei Doliolum und Anchinia nach Barrois) durch denselben äusserlich anhaftende, grosse, amöboide Zellen (*c*) bewerkstelligt, welche an der Knospe in zwei Reihen angeordnet erscheinen (Fig. 839 *A*, *a*). Von diesen primären Knospen trennen sich durch Theilung kleinere secundäre (*b*) ab, welche sich entweder auf dem Colonialrohr selbst fixiren und dann zu Pflegethieren auswachsen oder aber auf den Pedunculus eines sich entwickelnden Pflegethieres gelangen, wo sie sich dann zur Urknospe der von diesem Pflegethiere getragenen Geschlechtsgemmen (Fig. 838 *g'*) umbilden. Die Urknospe scheint nur Geschlechtsgemmen zu produciren, aber sich selbst nicht weiter zu entwickeln. Hinsichtlich der Entwicklung der Knospen, die noch nicht vollständig klar gestellt ist, müssen wir auf die Mittheilungen von Korotneff (No. 82) verweisen. Auch hier lassen die Knospen anfangs nur eine äussere Zelllage und eine innere Zellmasse unterscheiden. In der letzteren trennt sich bald eine grosszellige Masse (Fig. 839 *B*, *x*) von einer kleinzelligen. Die grosszellige Masse soll die Anlage des Nervensystems und der Geschlechtsorgane repräsentiren, während die kleinzellige Masse sich in drei Stränge theilt, von denen der mediane Strang (*ph*) die Anlage des Pharynx darstellt, während die seitlichen als Muskelanlagen (*m*) gedeutet werden. Die Cloake entsteht als Ectodermeinstülpung, das Pericardialsäckchen als Divertikel des Pharynx.

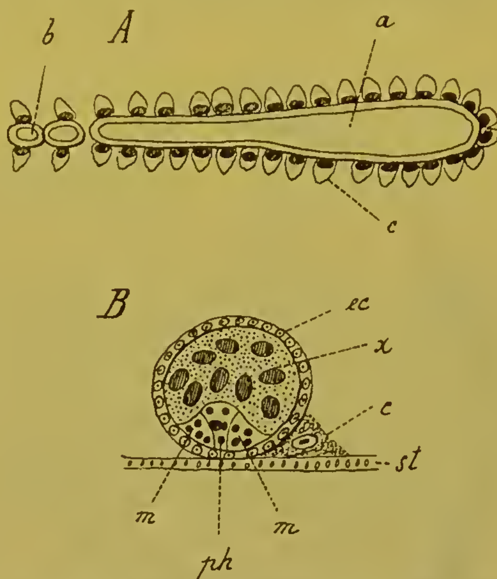


Fig. 839. *A* Urknospe (*a*) mit zwei abgeschnürten Knospen (*b*) von Dolchinia.
B Querschnitt durch eine festgesetzte Knospe von Dolchinia (nach Korotneff).
a Urknospe, *b* abgeschnürte Knospen, *c* amöboide Transportzellen, *ec* Ectoderm, *m* Muskelanlagen, *ph* Pharynxanlage, *st* Epithel des Colonialrohres, *x* grosszellige Masse.

3. Pyrosomen.

Da die Entwicklung der vier primären Ascidiozooide der Pyrosomencolonie innig mit der Entwicklung des Cyathozooids verbunden ist und fast vollständig in das Bereich des embryonalen Lebens fällt, so haben wir dieselbe bereits oben abgehandelt. Hier handelt es sich um die Darstellung der Knospungsvorgänge, durch welche die später zur Entwicklung kommenden Individuen der Colonie erzeugt werden. Ueber diese Processe haben Huxley (No. 72), Kowalevsky (No. 71) und sodann Joliet (No. 73) und Seeliger (No. 76) berichtet. Wir werden uns hauptsächlich an die Angaben des letztgenannten Autors zu halten

haben. Einige Mittheilungen über die erste Entwicklung des Stolo prolifer hat auch neuerdings SALENSKY (No. 74) gemacht. Die wichtigste hier zu behandelnde Frage ist die nach der ersten Entstehung der Primärorgane in dem Stolo prolifer. Die weitere Entwicklung stimmt so sehr mit der oben geschilderten der vier primären Ascidiozooide überein, dass wir dieselbe kürzer behandeln können.

Entwicklung des Stolo prolifer.

Die Individuen der Pyrosomen schicken sich bereits sehr frühzeitig zur Knospung an; schon zu einer Zeit, in welcher sie selbst ihre individuelle Selbstständigkeit noch nicht vollständig erlangt haben, sondern

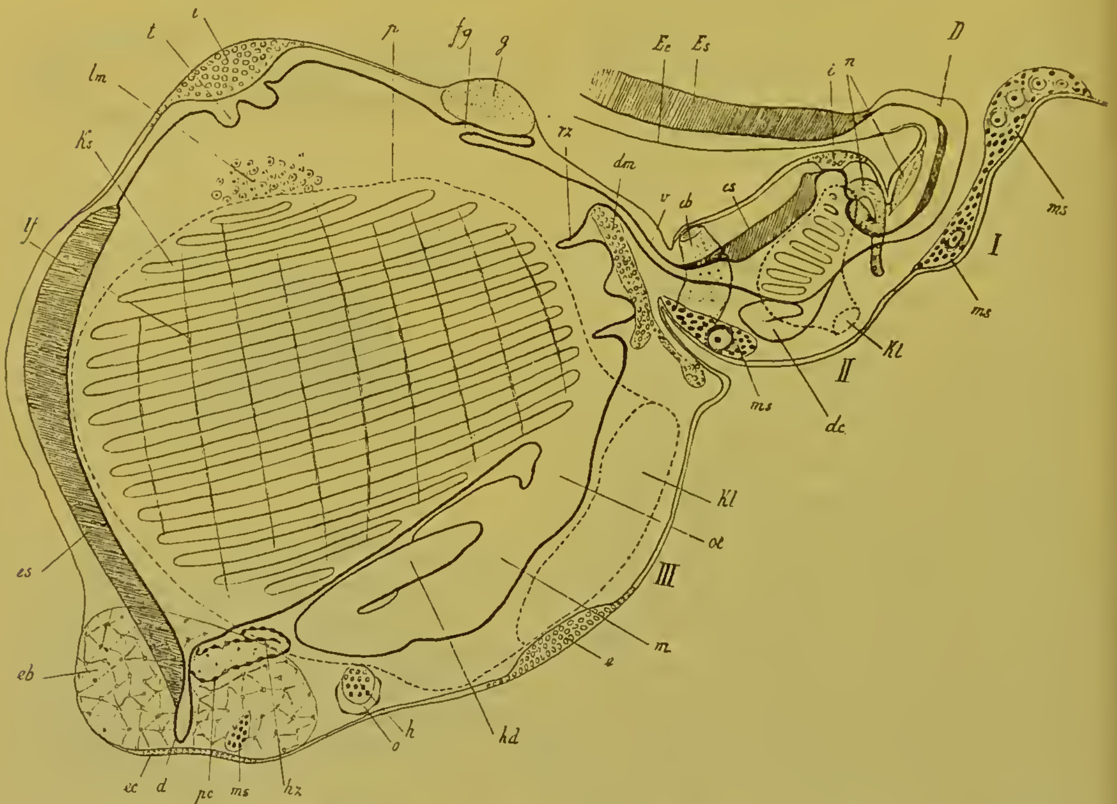


Fig. 840. Eine Kette von drei Individuen von Pyrosoma (nach SEELIGER). *I* jüngstes proximales, *II* mittleres, *III* ältestes distales Individuum.

D Einmündungsstelle des Endostylfortsatzes des Mutterthieres, *d* Endostyl- oder Entodermfortsatz, *dc* Anlage des Darmkanals, *dm* länglicher Zellenhaufen, *e* Anlage der Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *Ec* Ectoderm des Mutterthieres, *ec* Ectodermplatte der Stoloanlage, *Es* Endostyl des Mutterthieres, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hoden, *hd* Hinterdarm, *hz* Herz, *i* Anlage der Ingestionsöffnung, *kl* Cloake, *ks* Kiemenspalten, *lf* Längsbalken des Kiemensackes, *lm* linsenförmiger Zellhaufen, *m* Magen, *ms* Genitalstrang, *n* Anlage des Nervensystems, *o* Ovarium (Eifollikel mit Ei), *oe* Oesophagus, *p* Umgrenzung der Peribranchialsäcke, *pc* Pericardium, *rz* Rückenzapfen, *t* Tentakelanlage, *v* Verbindungsgang der Darmhöhle des 2. und 3. Individuums.

noch mit dem Stolo, an welchem sie erzeugt wurden, in Zusammenhang stehen. An einem solchen Stolo (Fig. 840 und 854 pag. 1402) nehmen die Individuen von dem proximalen zum distalen Ende an Grösse und Ausbildung zu. Das am distalen Ende gelegene Individuum (Fig. 840 *III*) ist das ausgebildetste. Es weist bereits die fast vollendete Organisation

der Pyrosomen auf und zeigt auch schon die ersten Anlagen des künftigen Stolo prolifer.

Wir finden zunächst eine gegen das Ectoderm zu gerichtete Aussackung (*d*) des Kiemendarmes (Pharynxsackes), welche an dem hintersten Ende des Endostyls (*es*), ventralwärts vom Herzen (*hz*), gelegen ist und ringsum von Eläoblastgewebe (*eb*) umgeben erscheint. Diese entodermale Ausstülpung stellt die Entodermanlage des Stolo prolifer dar. Sie wird als Entodermrohr, Entodermfortsatz oder wohl auch wegen ihrer nahen Beziehungen zum Endostyl des Mutterthieres als Endostylfortsatz bezeichnet. Dieser Entodermfortsatz ist nichts Anderes, als der Ueberrest des entodermalen Verbindungsrohres, durch welches die Entodermsäcke zweier benachbarter Knospen unter einander in Verbindung stehen (Fig. 840 *v*).



Fig. 841. Querschnitt durch den Entodermfortsatz (*en*) einer ganz jungen Stoloanlage von *Pyrosoma* (nach Seeliger). *ms* umgebende Mesenchymzellen.

Ein weiteres Element, welches in die Bildung des Stolo prolifer übergeht, erscheint in der Form einer dichtgedrängten Gruppe von Mesodermzellen (*ms*), welche im Eläoblastgewebe eingebettet ist. Wir müssen die Zellgruppe als Anlage des Genitalstranges des Knospenstockes bezeichnen. Schon frühzeitig sieht man in derselben manchmal eine oder mehrere grössere Zellen, welche als junge Eizellen zu erkennen sind. Die Anlage des Genitalstranges hat sich ihrerseits von der Geschlechtsanlage (*o*, *h*) des Mutterthieres abgeschnürt (vgl. *ms* in Indiv. *I* und *II*).

Diese beiden Anlagen (Entodermfortsatz und Genitalstrang) kann man auch am Querschnitt durch die betreffende Region des Mutterthieres erkennen (Fig. 842). Man sieht dann auch, dass der Entodermfortsatz noch von einzelnen Mesenchymzellen begleitet ist (Fig. 841). Besonders zu beiden Seiten des Entodermfortsatzes kann man Mesenchymzellen in zwei Strängen angeordnet erkennen (*ms*). Von diesen Strängen setzt sich der rechte bis an das Pericardialsäckchen des Mutterthieres fort. Es sind dies die bereits oben erwähnten sog. Mesodermstränge des Stolo prolifer, deren Entwicklung Salensky (No. 74) an den vier primären Ascidiozooiden verfolgt hat. Welche Rolle diese Mesodermstränge im weiteren Verlaufe der Entwicklung des Stolo prolifer und der Knospen spielen, ist noch durchaus unbekannt. Wir werden daher bei unserer weiteren Schilderung von denselben absehen müssen.

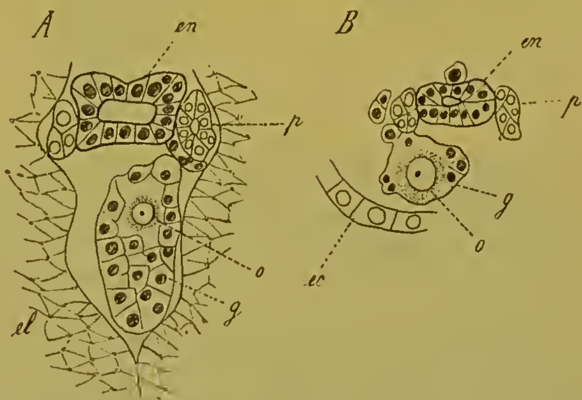


Fig. 842. Querschnitte durch zwei ganz junge Stolonen von *Pyrosoma* (nach Seeliger). *ec* Ectoderm, *el* Eläoblastgewebe des mütterlichen Körpers, *en* Entodermfortsatz, *g* Genitalstrang, *o* junge Eizelle, *p* Peribranchialröhren.

Jene Stelle des Ectoderms (Fig. 840 *ec*), gegen welche der Entodermfortsatz gerichtet ist, erscheint schon in den ersten Stadien

etwas verdickt. Die Bildung des eigentlichen Stolo beginnt nun mit einer Vorwölbung dieser Stelle, welche sich bald in eine Aussackung vergrössert. Der so entstandene zapfenförmige Fortsatz (Fig. 843 *A*) ist eben der Stolo, an dessen distaler Parthie sich bald durch quere Einschnürung einzelne Individuen abzugliedern beginnen (Fig. 843 *C*).

An Querschnitten durch junge, in der Bildung begriffene Stolonen (Fig. 842) erkennt man auch bereits zu beiden Seiten des Entodermfortsatzes die Anlagen der Peribranchialröhren (*p*). Woher diese Anlagen stammen, ist bisher noch nicht genau beobachtet. Da sie jedoch mit ihren distalen Enden in einem gewissen Zusammenhang mit dem Genitalstrang gefunden werden, so ist Seeliger geneigt, sie von dem letzteren abstammen zu lassen. Seeliger betrachtet demnach die Peribranchialröhren in den Knospen der Pyrosomen als mesodermale Gebilde, obwohl dieselben im Cyathozooid und in den vier ersten Ascidiozooiden unzweifelhaft dem Ectoderm entstammen.

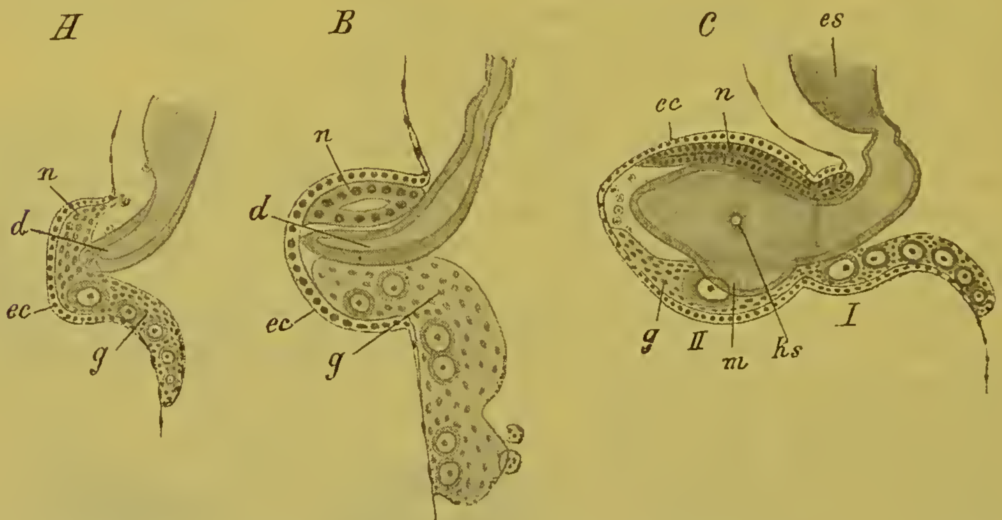


Fig. 843. Drei Entwicklungsstadien des Stolo prolifer von Pyrosoma (nach Seeliger).

In *C* ist bereits die Scheidung zweier Individuen (*I* und *II*) angedeutet.

d Entodermfortsatz, *ec* Ectoderm, *es* Endostyl des Mutterthieres, *g* Genitalstrang, *ks* erste Kiemenspalte, *m* Anlage des Darmkanals *s. str.*, *n* Anlage des Neuralrohrs.

Aber auch die Anlage des Nervenrohres des Knospenstockes soll nach Seeliger dem Genitalstrange entstammen. An ganz jungen Stolonen (Fig. 843 *A*) scheint sich nämlich das distale Ende des letzteren um die Spitze des Entodermfortsatzes herum an die obere Seite zu krümmen. (Die untere Seite des Stolos ist durch die Lage des Genitalstranges (*g*) gekennzeichnet.) Diese obere Parthie des Genitalstranges schnürt sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung von dem Genitalstrang ab und wird nach Seeliger zur Anlage des Neuralrohres (*n* in Fig. 843 *C*). Sehr bald sieht man im Innern desselben ein Lumen auftreten.

Nach Seeliger stammen demnach nicht bloss die Geschlechtsorgane der Knospen, sondern auch die Peribranchialröhren, das Nervensystem und ein grosser Theil sämmtlicher mesodermaler Gebilde von dem Genitalstrange ab. Für Seeliger hat demnach jene Zellgruppe, welche wir einfach als Anlage des Genitalstranges bezeichneten, eine viel weiter

gehende Bedeutung für die Ausbildung des Stolo prolifer. Er bezeichnet sie deshalb auch als Keimstrang oder mesodermale Keimmasse.

Der Umstand, dass die Peribranchialröhren und das Neuralrohr nach den Beobachtungen von Seeliger bei den Knospen der Pyrosomen auf das Mesoderm zurückzuführen sind, muss uns in Erstaunen versetzen, wenn wir bedenken, dass diese Anlagen nicht bloss bei dem Cyathozooid, sondern auch bei den vier ersten Ascidiozooiden offenbar dem Ectoderm entstammen. Unwillkürlich ist man geneigt, bei der Deutung der uns bekannten ersten Entwicklungszustände des Stolo prolifer nach einer Möglichkeit zu suchen, durch welche die Entwicklung der später entstehenden Knospen mit der der vier ersten Ascidiozooide in Uebereinstimmung gebracht werden kann. Wenn wir beachten, dass der Stolo prolifer offenbar zurückgeführt werden muss auf den Rest jenes Verbindungsganges, durch welchen die benachbarten Ascidiozooide zusammenhängen (Fig. 783 *s*, pag. 1322, Fig. 840 *v*) und wenn wir uns erinnern, dass bei den vier primären Ascidiozooiden in diesen Verbindungsgängen ursprünglich auch die Peribranchialröhren enthalten sind, so werden wir zu der Vermuthung gebracht, ob nicht in jenen Verbindungsgängen nach erfolgter Abschnürung der den einzelnen Ascidiozooiden zukommenden Abschnitte der Peribranchialröhren noch Reste der Peribranchialröhren in Gestalt unscheinbarer Zellgruppen zurückbleiben, die leicht mit Mesodermzellen verwechselt werden können und aus denen sich dann die Peribranchialröhren der später zur Entwicklung kommenden Stolonen ableiten. Die Anlage aller später entstehenden Peribranchialröhren würde auf diese Weise auf die Peribranchialröhren des Cyathozooids zurückführbar sein. Ja, eine Erweiterung dieser Anschauungsweise würde in uns vielleicht die Vermuthung wachrufen dürfen, dass die Erklärung für die so vielfach sich widersprechenden Angaben über die Entstehung der Primärorgane im Stolo prolifer der verschiedenen Tunicatengruppen darin zu suchen sei, dass im Stolo prolifer keines der Primärorgane neu angelegt wird, sondern dass dieselben sämmtlich auf die entsprechenden Organe des Embryos zurückzuführen seien, von denen sie sich abschnüren. Besonders sind es die für den Ventralstolo von Doliolum bekannt gewordenen Verhältnisse, welche geeignet sind, diese Vermuthung zu unterstützen.

Man möchte wohl vielleicht geneigt sein, die Peribranchialröhren der Pyrosomaknospen mit den oben erwähnten sog. Mesodermsträngen des Stolos in genetische Beziehung zu bringen. Nach dem, was uns durch Salensky (No. 74) über die erste Entstehung der genannten Stränge bekannt geworden ist, scheint uns eine solche Annahme unwahrscheinlich, und wir möchten eher geneigt sein, die Mesodermgebilde der Knospen von diesen Mesodermsträngen herzuleiten.

Nach vollständiger Ausbildung des Stolo zeigt derselbe im Querschnitte (Fig. 844) das typische (auch bei den Salpen wiederkehrende) Bild. Das Entodermrohr (*en*) erscheint im Querschnitte kreuzförmig, indem zwei nach oben reichende Schenkel die Endostylfalte umfassen, während die zwei nach unten ziehenden Aussackungen bereits jetzt als Anlage des Darmkanals im engeren Sinne bezeichnet werden können. Die vier Ausbuchtungen des Entodermrohres umfassen ebensoviele Zellstränge, von denen drei bereits ein Lumen aufweisen. Der dorsale ist der Neuralstrang (*n*), die lateralen sind die Peribranchialröhren (*p*), während der ventrale Raum von dem Genitalstrang (*g*) eingenommen erscheint. In späteren Stadien erscheint durch Abrücken dieser Stränge von dem Entodermrohr die primäre Leibeshöhle (*l*) gebildet, während

das Mesoderm (*m*) in Form zerstreuter und mehr zusammenhängender Mesenchymzellen erscheint, welche nach Seeliger zum Theil auf den Genitalstrang zurückgeführt werden müssen (vgl. Fig. 842 *B, g*).

Die Trennung des Stolos in einzelne Individuen erfolgt durch quere Einschnürungen (Fig. 843 *C*). Dabei werden die Peribranchialröhren, das Neuralrohr und der Genitalstrang vollkommen durchgeschnürt. Länger erhält sich der Zusammenhang des Darmrohres, indem bereits hochentwickelte Knospen noch mit der Darmanlage der nächstfolgenden Knospe in Zusammenhang stehen (Fig. 840 *v*). Das distale Individuum des Stolos ist immer in der Entwicklung am weitesten vorgeschritten (vgl. auch Fig. 854). Wenn an dem Stolo durch Einschnürung fünf Individuen markirt sind, so erscheint das distale Individuum bereits reif zur Abschnürung. Daher kommen niemals mehr als 5 Individuen an einer Kette zur Beobachtung.

Weitere Entwicklung der Knospen.

In gleicher Weise, wie wir dies oben (pag. 1327) für die Entwicklung der vier primären Ascidiozooide betont haben, ist auch hier hervorzuheben, dass die Längsaxe des Stolos nicht mit der späteren Längsaxe der sich entwickelnden Knospen zusammenfällt, vielmehr zu derselben senkrecht gestellt erscheint (Fig. 840, 854). Die Längsaxe der einzelnen Stolosegmente wandelt sich in die Dorsoventralaxe der ausgebildeten Knospen um. Zur späteren Längsaxe des Körpers wird jene Axe, welche senkrecht auf die Längsaxe des Stolos von der Neuralseite zur Genitalstrangseite gezogen gedacht werden kann. Die Enden dieser Axe sind durch die Anlagen der Ingestionsöffnung und Egestionsöffnung gekennzeichnet.

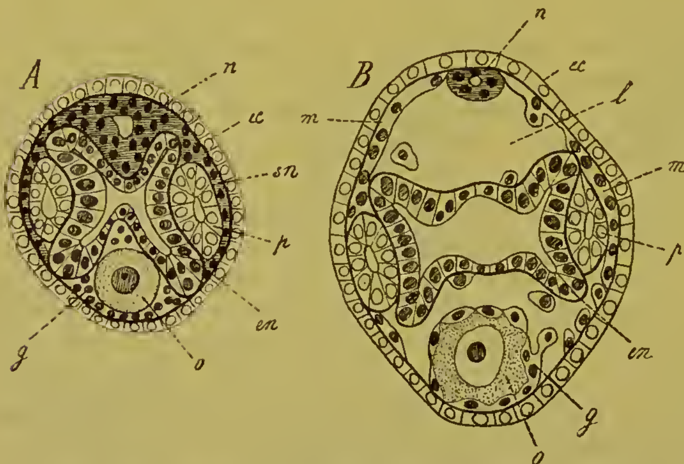


Fig. 844. Zwei Querschnitte durch den Stolo von Pyrosoma (nach Seeliger).
ec Ectoderm, *en* Entoderm, *g* Genitalstrang, *l* Leibeshöhle, *m* Mesoderm, *n* Neuralrohr, *o* junge Eizelle, *p* Peribranchialröhren, *sn* Anlage der Seitennerven.

Aus dem Ectoderm des Stolos entwickelt sich die äussere Haut der Knospen, welche an ihrer Oberfläche den Cellulosemantel abscheidet. Diese Abscheidung soll nach Seeliger hier in gleicher Weise, wie bei den übrigen Tunicaten (nach Semper, Hertwig u. A.) vor sich gehen. Wenn daher Salensky betont, dass die erste Anlage des Cellulosemantels von dem Cyathozooid geliefert wird, während die vier primären Ascidiozooide sich zunächst an der Abscheidung der Cellulosesubstanz nicht betheiligen, so ist damit nur ein für die ersten Entwicklungsstadien giltiges Verhalten gekennzeichnet. Die weitere Vergrösserung der gemeinsamen Cellulosehülle geht von den Ascidiozooiden aus.

Als einfache grübchenförmige Ectodermeinstülpungen werden die **Ingestions-** (Fig. 840, 846 *i*) und **Egestionsöffnung** angelegt. Diese Einstülpungen verschmelzen mit der Wand des Kiemendarmes resp. der Cloakenhöhle, und an dieser Stelle vollzieht sich später der Durchbruch der betreffenden Oeffnungen. Nahe der Stelle, an welcher der Durchbruch der Ingestionsöffnung sich vollzieht, entstehen vom Kiemendarme (also vom Entoderm) aus die ersten knospenförmigen Anlagen jenes Tentakelkranzes, welcher den Eingang des Kiemendarmes umgiebt (Fig. 840 *t*).

Aus dem Entodermsacke der Knospe geht zunächst der **Kiemendarm** hervor. Wie wir schon oben (pag. 1393) erwähnten, zeigt derselbe einen kreuzförmigen Querschnitt (Fig. 844), indem zwei nach oben gerichtete und zwei nach unten gerichtete Ausbuchtungen zu erkennen sind. Die nach oben gerichteten Ausbuchtungen sind durch eine mediane Einfaltung von einander getrennt, in welcher die erste Anlage des **Endostyls** zu erkennen ist (Fig. 846 *es*). Letztere vervollständigt sich später durch das Auftreten zweier lateraler Falten, während die mediane Einfaltung zum Grund der Endostylrinne wird. Die Verhältnisse entsprechen hier nach Joliet und Seeliger vollständig den oben (pag. 1326) für die vier primären Ascidiozooide geschilderten. Die Anlage des Endostyls nimmt ursprünglich die obere oder neurale Wand des Kiemendarmes ein. Ihr proximales Ende entspricht dem späteren Vorderende. Die Endostylanlage geht hier nach Joliet (ganz, wie oben pag. 1332) in jene merkwürdige, als **Diapharyngealband** bezeichnete provisorische Bildung über, welche sich unter der Anlage der Ingestionsöffnung gegen das Ganglion hinzieht.

Die beiden unteren Ausbuchtungen, welche der Querschnitt des Kiemendarmes erkennen lässt, stellen die Anlage des **Darmkanals** im engeren Sinne dar. Diese beiden Schenkel communiciren am distalen Ende der Knospe mit einander. Die Anlage, welche sich bald vom Kiemendarm abschnürt, ist demnach eine hufeisenförmige. Der rechte Schenkel bleibt mit dem Kiemendarme in Verbindung und wandelt sich in Oesophagus und Magen um, während der linke Schenkel in den blindgeschlossenen Hinterdarm übergeht, der sich erst später in die Cloakenhöhle öffnet (vgl. Fig. 840). Die Schilderungen Seeliger's lassen eine beträchtliche Uebereinstimmung mit den oben (pag. 1328) angeführten Salensky's erkennen. Die als Ausstülpung sich anlegende darmumspinnende Drüse entsteht an der Grenze zwischen Magen und Hinterdarm.

Die Seitenwände des Kiemendarmes werden von den **Kiemenspalten** eingenommen. Dieselben entstehen als anfangs (Fig. 843 *C*, *ks*) rundliche Durchbrechungen der sich berührenden Wände des Entodermsackes und der Peribranchialsäcke (*p* in Fig. 845). Sehr bald nehmen die Kiemenspalten eine langgestreckte Gestalt an (Fig. 846). Es entwickeln sich sodann die hierauf senkrecht gestellten, inneren Einfaltungen (Fig. 840 *lf*) des Kiemensackes (die sog. Längsbalken). Da der Durchbruch der Kiemenspalten vorwiegend in Folge einer Ausbuchtung des Entodermsackes zu Stande kommt, so erscheinen die Kiemenspalten selbst noch von Entoderm ausgekleidet.

Indem die beiden Peribranchialsäcke, welche sich schon frühzeitig von denen der nächst jüngeren Knospe abgeschnürt haben, an der unteren Seite des Stolos gegen einander wachsen und mit einander verschmelzen, kommt die unpaare **Cloakenhöhle** zur Ausbildung (Fig. 840 *kl*, 846 *cl*).

Schliesslich entwickeln sich die als **Rückenzapfen** bezeichneten Auswüchse der Dorsalwand des Kiemendarmes (Fig. 840 *rz*).

Die Anlage des **Centralnervensystems** erscheint anfangs als ein die ganze Länge der oberen Seite des entsprechenden Stolosegmentes einnehmendes Rohr (Fig. 843 *n*), von welchem sich später jedoch nur die proximale Parthie zu einer umfangreicheren Blase ausbildet, während der distale dünnere Theil des Nervenrohres später verschwindet. Sehr frühzeitig (Fig. 844 *A*, *sn*) bemerkt man zwei seitliche Auswüchse (Fig. 846, 845 *s*) der proximalen Parthie des Neuralrohres, welche sich bald zu hohlen Fortsätzen umbilden, die das Darmrohr umgreifen und sich an der unteren Seite desselben vereinigen. Es sind dies die Anlagen der sog. Seitennerven. Eine Wucherung der Zellen an der dorsalen Wand der Gehirnblase liefert die Anlage des eigentlichen Ganglions, von welchem später die zu soliden Strängen mit terminaler Ganglienanschwellung umgebildeten, längs der Dorsalfläche des ausgebildeten Individuums nach hinten verlaufenden Seitennerven entspringen. Der Rest der Gehirnblase gewinnt eine nach der Ingestionsöffnung zu gerichtete Einmündung in den Kiemendarm und wandelt sich so in die Flimmergrube (Fig. 840 *fg*) um. Aus dem hinteren blinden Ende dieses Rohres geht die sog. Hypophysisdrüse (subganglionärer Körper) hervor.

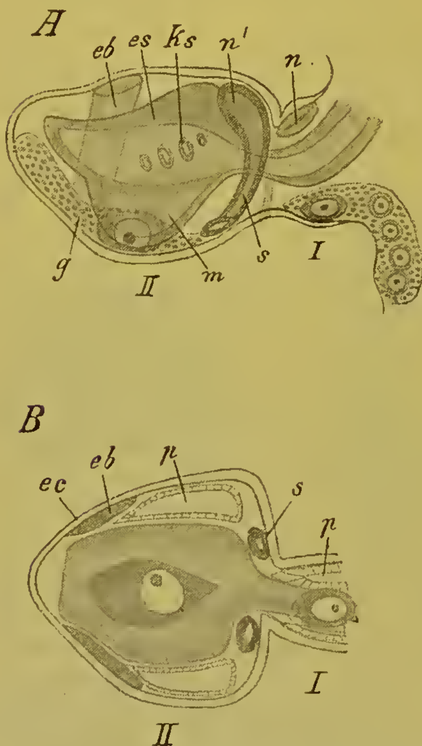


Fig. 845. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage zweier Individuen, *I* und *II* (nach Seeliger).

A Seitenansicht, *B* von der Seite des Genitalstrangs aus gesehen, der Genitalstrang ist nur durch die jungen Eizellen gekennzeichnet.

eb Eläoblastanlage, *ec* Ectoderm, *es* Endostylanlage, *g* Genitalstrang, *ks* Kiemenspalten, *m* Anlage des Darmes, *n* Nervensystem von Individuum *I*, *n'* Nervensystem von Individuum *II*, *p* Peribranchialröhren, *s* Anlage der Seitennerven, in *B* im Querschnitte gesehen.

Schon frühzeitig kann man in der primären Leibeshöhle des Stolos einzelne Mesenchymzellen (vgl. Fig. 844) antreffen. Seeliger führt dieselben zum grössten Theile auf selbstständig gewordene Zellen des Genitalstranges zurück (Fig. 842 *B*). Diese Mesenchymzellen wandeln sich später zum Theil in Bindegewebszellen und Blutkörperchen um. Ein anderer Theil geht in die Bildung der sog. „linsenförmigen“ und „länglichen Zellenhaufen“ auf. Die länglichen, der Dorsalregion angehörigen Zellenhaufen (Fig. 840 *dm*) scheinen zur Bildung von Blutzellen in Beziehung zu stehen. Die Zellen der linsenförmigen Zellenhaufen (Fig. 840 *lm*) dagegen enthalten in späteren Stadien zahlreiche Fettablagerungen in ihrem Protoplasma. Auch der Eläoblast (Fig. 845, 846, 840 *eb*) entsteht aus einer anfangs paarigen Ansammlung von Mesenchymzellen, dicht unter dem Ectoderm im distalen Abschnitte des betreffenden Stolosegmentes. Später vereinigen sich die beiden Hälften der Eläoblastanlage an der oberen und unteren Fläche

mit einander, so dass nun ein vollständiger Ring gebildet erscheint, welcher bald durch Einlagerung von Nährmaterial die Charaktere des typischen Eläoblastgewebes gewinnt.

Auch die **Muskulatur**, welche sich bei Pyrosoma auf einige spärliche, die Egestions- und Ingestionsöffnung umziehende und in der äusseren Wand der Peribranchialhöhle gelegene Stränge reducirt, entstammt den Mesenchymzellen, welche sich zunächst zur Bildung von Zellsträngen aneinanderlegen, in deren Peripherie zuerst die Fibrillen contractiler Substanz angelegt werden. Indem diese Fibrillen mächtiger anwachsen, werden sie bandförmig. Sie erscheinen dann im Querschnitte in radiärer Anordnung, während das Centrum des Muskelbündels von den Resten der Zellen und den entsprechenden Kernen eingenommen ist.

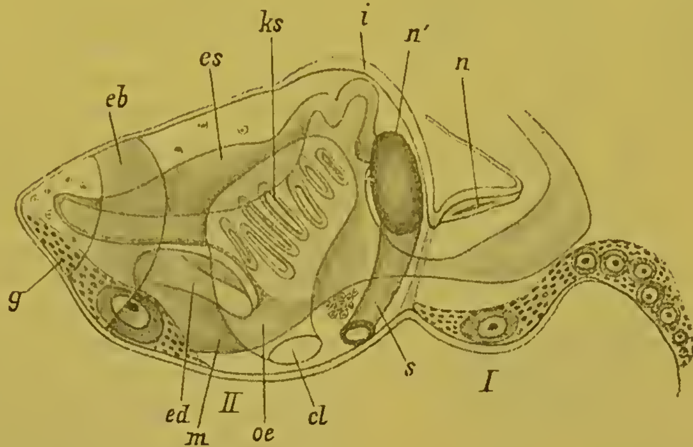


Fig. 846. Stolo von Pyrosoma mit der Anlage von zwei Individuen, *I* und *II* (nach SEELIGER).

cl Cloake, *eb* Eläoblast, *ed* Enddarm, *es* Endostyl, *g* Genitalstrang, *i* Ingestionsöffnung, *ks* Kiemenspalten, *m* Magen, *n* Neuralrohr von Individuum *I*, *n'* Ganglionanlage von Individuum *II*, *oe* Oesophagus, *s* Seitennerven.

Auch die erste Anlage des **Pericardialsäckchens** wird von SEELIGER auf eine kleine Gruppe von Mesenchymzellen zurückgeführt, welche unterhalb der rechten Peribranchialröhre an deren distalem Ende zu erkennen ist. In dieser Zellengruppe (Fig. 847 *pc*) entsteht bald ein Hohlraum, die Pericardialhöhle; später entsteht die Anlage des Herzens (*hz*) durch Einstülpung der die Darmwand berührenden Wandparthie des Pericardialsäckchens (Fig. 848). Das Pericardialsäckchen liegt ursprünglich an der rechten Körperseite der Knospe. Später wandert es gegen die Medianebene und gelangt dabei an die Dorsalseite des Endostylfortsatzes (*hz* in Fig. 840). Es nimmt daher bei den Pyrosomen eine andere Lagerung ein, als bei den Ascidien, bei welchen — wie wir oben (pag. 1295) geschildert haben — das Herz an der Ventralseite des Endostylfortsatzes (Epicardium) derart gelagert erscheint, dass die Epicardiallamelle den dorsalen Abschluss des Herzrohres bewerkstelligen kann.

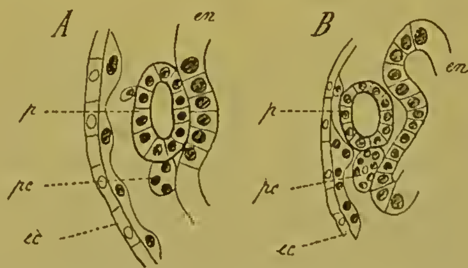


Fig. 847. Zwei frühe Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma (nach SEELIGER).

en Entoderm (Wand der Darmanlage), *ec* Ectoderm, *p* Peribranchialsack, *pc* Anlage des Pericardialsäckchens.

Aus dem Genitalstrang jeder Knospe (Fig. 846 *g*) geht die Anlage der **Geschlechtsorgane** des Individuums und der Genitalstrang des von diesem Individuum producirten Stolos hervor. Frühzeitig kann man an dem Genitalstrang eine distale und proximale Parthie unterscheiden. Die distale, von dem Eläoblast (*eb*) umschlossene Parthie trennt sich ab und wird später zum Genitalstrang des Stolos. In der proximalen Parthie, welche die Anlage der Geschlechtsorgane darstellt, liegt die Eizelle, umgeben von kleineren indifferenten Zellen, aus denen Follikelepithel hervorgeht. Ein Zellenhaufen, welcher dem Follikelepithel anhaftet und proximalwärts und links von der Eizelle gelegen ist, stellt die Anlage des Hodens dar (Fig. 840 *h*). An der jungen Hodenanlage kann man eine oberflächliche, epithelartige Lage von Zellen und eine centrale, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Masse unterscheiden. Der Samenleiter bildet sich als Auswuchs der peripheren, epithelialen Lage. In ähnlicher Weise entsteht an dem Eifollikel der Oviduct. Beide münden in die Cloake. In späteren Stadien nimmt die Hodenanlage eine gelappte Gestalt an. Gelegentlich kommen in dem Eifollikel zwei Eizellen, eine grössere und eine kleinere, zur Beobachtung. Letztere scheint später zu Grunde zu gehen, so dass normaler Weise bei den Pyrosomen, wie bei den Salpen, jedes Individuum nur ein Ei zur Reife bringt.

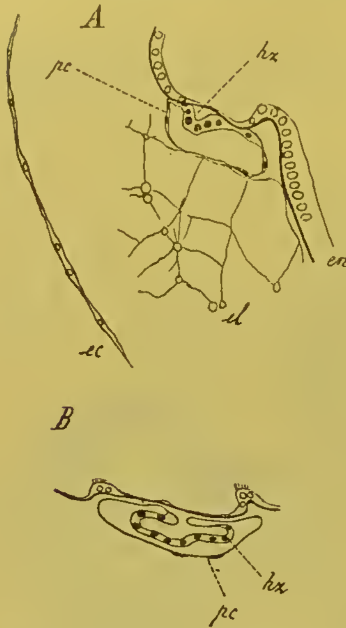


Fig. 848. Zwei spätere Stadien der Entwicklung des Pericardialsäckchens in der Knospe von Pyrosoma (nach Seeliger).
ec Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (Darmwand), *pc* Pericardialsäckchen, *hz* Herzanlage.

4. Salpen.

Die Knospung der Salpen hat bereits frühzeitig und vielfach die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Während wir den Untersuchungen von Eschricht, Huxley (No. 95), Leuckart (No. 98) und Vogt die ersten Grundlagen unserer Kenntnisse verdanken, wurde der Knospungsprocess später an der Hand der Schnittmethode durch Kowalevsky (No. 96), Todaro (No. 107), Salensky (No. 101 und 102), Seeliger (No. 105) und Brooks (No. 92) untersucht. Immerhin sind unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Knospen bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse gelangt. Es ist das Verdienst von Brooks, die Salpenknospung auf das Schema der bei den Pyrosomen zu beobachtenden Vorgänge zurückgeführt zu haben, indem er darauf hinwies, dass die zweireihige Anordnung der Knospen an dem Salpenstolo das Resultat einer seitlichen Verschiebung und gleichzeitigen Rotation der Knospen um ihre Längsaxe ist. Da die letztere bei den Untersuchungen der übrigen Autoren nicht berücksichtigt wurde, so erscheinen die Angaben derselben hinsichtlich der Entstehung der Organe in den Knospen vielfach in Frage gestellt.

Die Knospen der Salpen entstehen an einem Stolo prolifer (Fig. 849 *st*), welcher dem der Pyrosomen durchaus homolog erachtet werden muss.

Derselbe ist bereits an älteren Salpenembryonen (Fig. 803 *st*, 811 *B*, *s*) als ein zapfenförmiger Auswuchs zu erkennen, welcher an dem hinteren Ende des Endostyls, zwischen diesem und dem Oesophaguseingang hervorsprosst und etwas an der linken Körperseite gelegen ist. Wenn der Stolo zu einem längeren Zapfen auswächst, so erscheint derselbe in dem Cellulosemantel der solitären Salpe eingebettet. Es entwickelt sich jedoch in der Mantelsubstanz eine den Stolo aufnehmende Höhle (Fig 849 *h*), welche schliesslich nach aussen durchbricht (*o*), so dass das distale Ende des Stolos, von welchem die reifen Knospen abgeschnürt werden, frei nach aussen vorragt. Der Stolo zeigt bei den einzelnen Salpenarten verschiedene Lagebeziehungen. So verläuft er bei S. pinnata, affinis und dolichosoma mehr oder weniger gerade gestreckt an der Bauchseite des Körpers nach vorne. Bei S. runcinata-fusiformis und costata-Thilesii verläuft er anfangs an der Ventralseite nach vorne, biegt aber dann um und läuft an der linken Seite des Nucleus nach hinten, um erst hinter demselben nach aussen zu treten. Bei S. democratica-mucronata, scutigera-confederata und cordiformis-zonaria erscheint der Stolo spiralig um den Nucleus herumgewunden (Fig. 849).

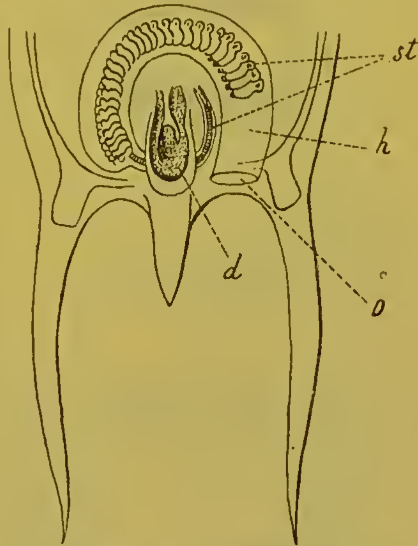


Fig. 849. Hinteres Körperende der Solitärform von Salpa democratica-mucronata, von der Rückenseite (nach Leuckart).
d Darmkanal, *h* Bruthöhle, *o* Oeffnung derselben, *st* Stolo prolifer.

Die Entstehung der einzelnen Individuen (Knospen) vollzieht sich auch hier, wie bei den Pyrosomen, durch das Auftreten querer Einschnürungen des Stolos. Während aber bei den Pyrosomen die einzelnen Theilstücke des Stolos ihre einreihige Anordnung beibehalten, erscheinen sie bei den Salpen durch secundäre Lageverschiebungen zweireihig gestellt. Es ist hierdurch ermöglicht, eine grosse Zahl von Knospen auf einen kurzen Abschnitt des Stolos zusammenzudrängen.

Bau und Entwicklung des Stolo prolifer.

Die jüngsten Stadien der Entwicklung des Stolos sind hauptsächlich durch Seeliger (No. 105) genauer bekannt geworden. Wie bereits erwähnt, ist der Stolo anfangs ein kleiner, zapfenförmiger Auswuchs an der linken Körperseite nahe dem hinteren Ende des Endostyls. Wir können an demselben drei Schichten: Ectoderm, Mesoderm und Entoderm, unterscheiden. Das Ectoderm des Stolos geht direct in das Ectoderm des Mutterthieres über. Das Entodermsäckchen des Stolos (Fig. 850 *en*) ist ein Divertikel der Athemhöhlenwand des Mutterthieres, welches dicht hinter dem Endostylende entspringt. Dieses Divertikel entspricht vollkommen der bei den übrigen Tunicaten als Entodermfortsatz, Endostylfortsatz oder Epicardialfortsatz bezeichneten Bildung. Zwischen dem Ectoderm und Entoderm des Stolos dehnt sich die primäre Leibeshöhle aus, welche mit der des Mutterthieres in directem Zusammenhange steht. In derselben finden wir eine den Entodermfortsatz

rings umhüllende Ansammlung von Mesodermzellen (*m*), welche nach Seeliger durch einfache Einwanderung von Mesenchymzellen des Mutterthieres zu Stande gekommen ist. Solche Mesenchymzellen (*mz*) finden sich an der Ursprungsstelle des Stolo in der Umgebung des Eläoblastgewebes in grösserer Menge angehäuft.

Während Seeliger das Mesoderm des Stolos durch Einwanderung einer grösseren Zahl von Mesenchymzellen zu Stande kommen lässt, sollte es nach Todaro (No. 107) durch Theilung gewisser grosser Keimzellen (germoblasti) entstehen, welche von der Placentarmembran (membrana germoblastica, vgl. oben pag. 1349) des ursprünglich gefurchten Eies, aus welchem die Solitärform hervorgeht, entstammen. Da nach Todaro die gesammten Knospen ausschliesslich aus den Abkömmlingen dieser Zelle entstehen sollten, während das Ectoderm und das Entoderm des Stolos an der Bildung der Knospen nicht theilnehmen, so war für Todaro die Entwicklung der Knospen auf eine Form der geschlechtlichen Fortpflanzung zurückgeführt. Todaro betrachtete die Knospen (Kettensalpen) als jüngere Geschwister der solitären Form.

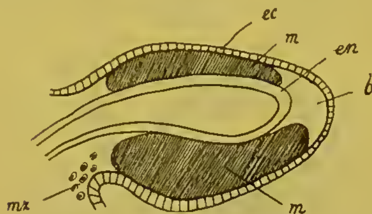


Fig. 850. Junges Entwicklungsstadium des Salpenstolos (nach Seeliger).
b Blutsinus, *ec* Ectoderm, *en* Entodermfortsatz, *m* Mesoderm, *mz* Mesenchymzellen.

Querschnitte durch ältere Stolonen (Fig. 851) zeigen ein von dem beschriebenen ziemlich abweichendes Bild, welches aber eine grosse Uebereinstimmung mit dem Pyrosomenstolo (vgl. Fig. 844 pag. 1394)

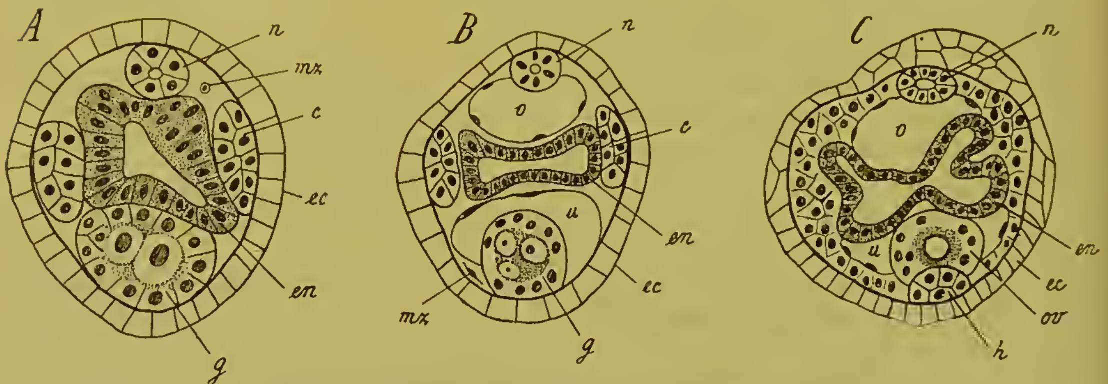


Fig. 851. Drei Querschnitte durch den Stolo von Salpa democratica-mucronata in aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung.
c Cloakenstränge, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang, *h* Hodenanlage, *mz* Mesenchymzellen, *n* Neuralrohr, *o* oberer Blutsinus, *ov* Ovarialanlage, *u* unterer Blutsinus.

aufweist. Wir erkennen, dass in der primären Leibeshöhle vier regelmässig angeordnete Stränge aufgetreten sind. Von diesen lässt der oberste, welchen wir als Neuralstrang oder Neuralrohr (Fig. 851 *n*) bezeichnen können, im Inneren ein deutliches Lumen erkennen. Auch die paarigen seitlichen Stränge (*c*) zeigen nach den Angaben der Autoren eine ähnliche, epithelartige Anordnung der Zellen um ein im Inneren gelegenes Lumen (Fig. 852 *c*), während Seeliger sich von dieser Anordnung nicht bestimmt überzeugen konnte. Er bezeichnet sie als Seitenstränge, während die älteren Autoren sie als Cloakenröhren zu bezeichnen pflegten. Sie entsprechen den Peribranchial-

röhren des Pyrosomenstolos. Der vierte, untere Strang (*g*) lässt frühzeitig in seinem Inneren junge Eizellen erkennen und muss als Genitalstrang bezeichnet werden. Ausserdem finden wir noch in der primären Leibeshöhle zerstreute Mesenchymzellen vor (Fig. 851 *mz*).

Spätere Entwicklungsstadien des Stolos (Fig. 851 *B* und *C*, 852) lassen in seinem Inneren noch zwei umfangreiche, mit Endothel ausgekleidete Blutbahnen erkennen, von denen die eine (*o*) über, die andere (*u*) unter dem Entodermrohr gelagert ist. Da das Entodermrohr nicht ganz bis an das distale Ende des Stolo heranreicht, so ist daselbst die Möglichkeit einer Communication zwischen beiden Blutbahnen gegeben. Hier tritt der Blutstrom, der in beiden Bahnen in entgegengesetzter Richtung verläuft, aus der einen Bahn in die andere über.

Ein weiteres constituirendes Element des Salpenstolos wird von Brooks (No. 92) angegeben. Brooks findet zu beiden Seiten des Stolos zwischen den Cloakenröhren und dem Ectoderm noch je ein Rohr, aus welchem nach Brooks das Muskelsystem der Salpen hervorgehen soll. Er bezeichnet diese Röhren als „Muscular Tubes“ (Fig. 852 *m*).

Mit der Entstehung der genannten sechs im Stolo längsverlaufenden Stränge sind die Anlagen der wichtigsten Organe der Knospen gegeben. Aus dem centralen Entodermrohr (*en*) geht die Anlage der Athemhöhle (Pharynx) und des Darmkanals hervor, aus dem Neuralrohr (*n*) das Ganglion und die Flimmergrube, aus den Cloakenröhren (*c*) die Cloakenhöhle, aus dem Genitalstrang (*g*) die Geschlechtsorgane, und aus den Muskelröhren (*m*) die Körpermuskulatur. Wenn später der Stolo durch das Auftreten querer Einschnürungen sich in einzelne Individuen (die Knospen) zu theilen beginnt, werden die längsverlaufenden Stränge in die den einzelnen Knospen zukommenden Segmente zertheilt. Während die vollkommene Trennung dieser Segmente am Neuralrohr, Genitalstrang, den Cloakenröhren und Muskelröhren schon in frühen Stadien eintritt, bleiben die Entoderm- und Ectodermabschnitte der einzelnen Knospen bis in späte Entwicklungsstadien durch verbindende Brücken (Fig. 855 *en*) unter einander in Zusammenhang.

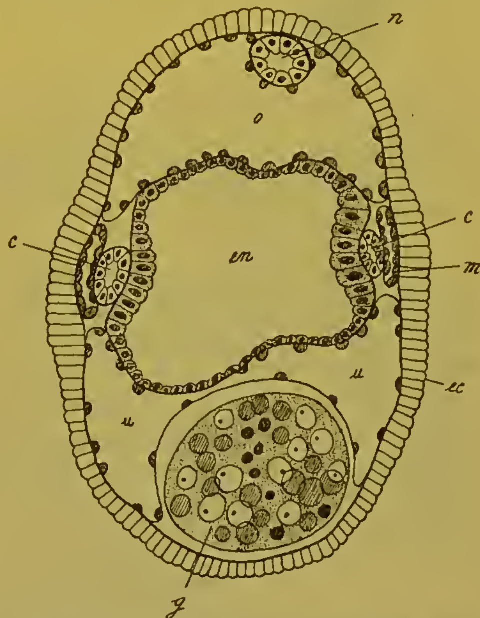


Fig. 852. Querschnitt durch einen jungen Salpenstolo (nach Brooks).
c Cloakenröhren, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr, *g* Genitalstrang, *m* Muskelröhren, *n* Neuralrohr, *o* oberer und *u* unterer Blutsinus.

Auf welche Weise entstehen die genannten sechs, der primären Leibeshöhle eingelagerten Längsstränge? Wir sind hinsichtlich dieses Punktes noch einigermassen im Unklaren. Nach Seeliger sollten dieselben durch einfache Differenzirung aus der Mesodermmasse (Fig. 850 *m*) der ersten Stoloanlage hervorgehen. Bei dieser Zertheilung des Mesoderms in einzelne Längsstränge soll die Gestalt des Entodermrohres insofern von Einfluss sein, als dasselbe bald einen vierkantigen Querschnitt

(Fig. 851) erkennen lässt und durch das Herantreten der vorspringenden Kanten an das Ectoderm eine Zertheilung der Mesodermmasse in einen oberen, unteren und zwei Seitenstränge gefördert wird. Es würde dann das Neuralrohr und die Cloakenstränge aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen, eine Ansicht, welche aus allgemeinen Gesichtspunkten wenig wahrscheinlich ist. Wir können diesbezüglich auf das bei der Pyrosomenknospung Gesagte (pag. 1393) verweisen. Andere Autoren haben wenigstens hinsichtlich der Cloakenstränge eine andere Art der Entstehung angegeben. So sollten dieselben nach Kowalevsky als selbstständige Auswüchse aus dem Cloakenabschnitte des Mutterthieres hervorgehen, während Salensky sie aus dem Pericardialsäckchen des Solitärindividuums hervorsprossen lässt. Möglicher Weise liegt der Beobachtung Salensky's eine Verwechslung mit den Muskelröhren Brooks' zu Grunde. Immerhin lassen uns diese Beobachtungen die Möglichkeit offen, dass ein Theil der Längsstränge des Salpenstolos durch directes Auswachsen aus den entsprechenden Organsystemen des Mutterthieres hervorgeht. Für das Neuralrohr dagegen möchte wohl eine selbstständige Entstehung aus dem Ectoderm des Stolos als wahrscheinlich zu bezeichnen sein. Es muss erwähnt werden, dass die Beobachtung dieser Entwicklungsvorgänge am Stolo mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden ist.

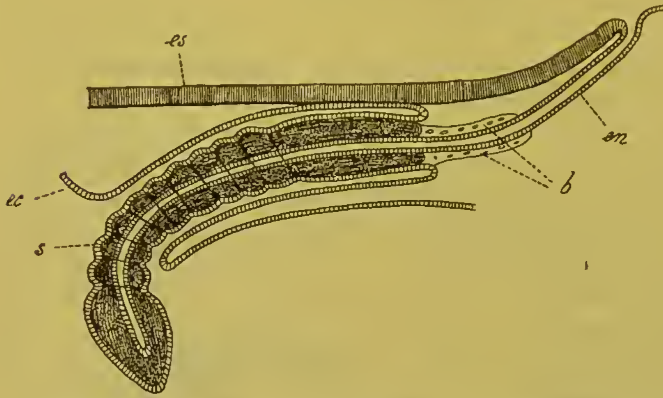


Fig. 853. Stolo prolifer einer Salpe (nach (Todaro).
b Blutgefässe des Stolo, *ec* Ectoderm, *en* Entodermrohr des Stolo, *es* Endostyl des mütterlichen Individuums (Solitärform), *s* Stolo.

Entwicklung der Knospen am Stolo.

Wie wir schon oben (pag. 1399) angedeutet haben, entstehen die einzelnen Knospen aus dem Stolo durch das Auftreten querer Einschnürungen (Fig. 853). Der Stolo wird auf diese Weise durch eine Art von Quertheilung in eine Reihe hinter einander gelagerter Individuen



Fig. 854. Schematischer Längsschnitt durch einen Pyrosomastolo (entworfen von Brooks im Anschlusse an Huxley und Kowalevsky).
P Mütterliches Individuum, *I*, *II*, *III* erstes, zweites, drittes Knospenindividuum, *b* Athemhöhle, *c* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm des Verbindungsstranges, *en* Entoderm desselben, *es* Endostyl, *n* Nervensystem, *o* Segmente des Genitalstranges, *s* junger Stolo des Individuums *III*.

zertheilt, welche sich immer mächtiger entwickeln und durch die verengten Parthien des Stolos unter einander zusammenhängen. Die erste Entstehung der Knospen geht demnach bei den Salpen in ganz gleicher Weise vor sich, wie bei den Pyrosomen (vgl. Fig. 843 *C* und 840). Erst in späteren Stadien erleiden die Salpenknospen wichtige Lageveränderungen, durch welche die zweireihige Anordnung der Knospen des Salpenstolos hervorgebracht wird. Um uns über diese Lageveränderungen klar zu werden, müssen wir zunächst die Verhältnisse des Pyrosomenstolos nochmals ins Auge fassen (Fig. 854). Wie sich aus unserer ausführlicheren Schilderung (pag. 1390 ff.) ergiebt, sind die Individuen am Pyrosomenstolo in einer einzigen Reihe hinter einander angeordnet. Dabei zeigt jedes Individuum die gleiche Orientirung, wie sie das Mutterthier aufweist. Die Hämal- oder Ventralseite der Knospen (gekennzeichnet durch die Lage des Endostyls *es*) erscheint gegen das distale Ende des Stolos gerichtet. Die Dorsalseite oder Neuralseite der Knospen (durch die Lage des Ganglions, *n*, markirt) ist dem proximalen Stoloende zugekehrt. Die rechte Körperhälfte sämmtlicher Individuen des Stolos ist mit der rechten Seite des Mutterthieres übereinstimmend gelagert; die linke Körperhälfte

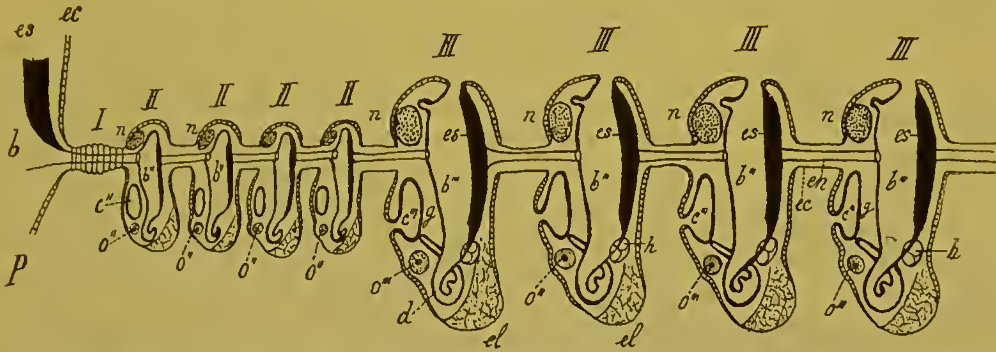


Fig. 855. Schematische Darstellung eines Salpenstolos, wie er erscheinen würde, wenn keine secundären Lageveränderungen der Individuen eintreten würden (nach Brooks).

P Solitärform (Mutterindividuum), *I* erster Satz von Individuen, *II* zweiter Satz, *III* dritter Satz von Individuen, *b*, *b''*, *b'''* Kiemenhöhle (Pharynx), *c''*, *c'''* Cloake, *d* Darmkanal, *ec* Ectoderm, *el* Eläoblast, *en* Entoderm (der Verbindungsstränge), *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *n* Nervensystem, *o''*, *o'''* Ovarium.

der Knospen entspricht der linken Seite des Mutterthieres und ist aus der linken Hälfte des Stolos hervorgegangen, ebenso wie die rechte Körperhälfte der Knospen aus der rechten Hälfte des Stolos entstanden ist.

Würden nun die Individuen des Salpenstolos in der gleichen Lage verbleiben, wie die Individuen des Pyrosomastolos, so würde uns der Salpenstolo ein Bild darbieten, wie es in dem von Brooks entworfenen Schema der Fig. 855 dargestellt ist. Auch hier sind die Individuen noch in einer einzigen Reihe hinter einander angeordnet und in gleicher Weise orientirt, wie das Mutterthier. Die Medianebene des Stolos und sämmtlicher Individuen des Stolos fällt mit der Medianebene der solitären Form (*P*) zusammen. Die Unterschiede gegenüber dem Pyrosomenstolo bestehen dann nur in der grösseren Zahl der Individuen, welche aus dem Salpenstolo hervorgehen. Während der Pyrosomenstolo nur eine ganz beschränkte Zahl (bis fünf) von Individuen aufweist, besteht der Salpenstolo aus mehreren hinter einander folgenden Sätzen von Individuen,

von denen jeder Satz 50—100 Individuen aufweist, die sämmtlich auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen. Der am meisten distale Satz (*III*) ist der älteste und enthält die in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Individuen. (Unser Schema zeigt der Einfachheit halber jeden Satz nur aus 4 Individuen zusammengesetzt.) Uebrigens sind die einzelnen Sätze nicht scharf von einander getrennt. Es finden sich zwischen je zwei benachbarten Sätzen stets einige Individuen, welche nach der Höhe ihrer Entwicklung den Uebergang zwischen beiden Sätzen vermitteln. Auch zeigt sich besonders an den jüngeren Stadien, dass die distalen Individuen eines Satzes in der Entwicklung etwas weiter vorgeschritten sind, als die proximalen Individuen desselben Satzes.

In Wirklichkeit sind die Individuen an dem Salpenstolo in zwei Reihen alternirend gestellt (Fig. 856), und zwar derart, dass die gegenüberstehenden Individuen der beiden Reihen ihre Ventral-(Hämal-)seiten (*h*) einander zuwenden, während ihre Dorsal-(Neural-)seiten (*n*) nach aussen gerichtet erscheinen. Diese Verhältnisse sind in Fig. 862 an einem Querschnitte durch einen älteren Stoloabschnitt deutlich zu erkennen. Es ergiebt sich hieraus eine Anordnung der Individuen, wie sie durch das Schema der Fig. 856 dargestellt erscheint. Die Medianebene der Individuen fällt mit der Medianebene des Stolos nicht zusammen, sondern erscheint zu derselben senkrecht gerichtet. Diese zweireihige Anordnung der Knospen resultirt aus einer seitlichen Verschiebung der einzelnen Theilstücke des Stolos, indem dieselben abwechselnd nach rechts und links am Stolo zur Seite rücken. Gleichzeitig erleidet jede Knospe eine Rotation um ihre Längsaxe, welche 90° beträgt; daher kommt es, dass die Dorsalseite der Knospen, welche ursprünglich (vgl. Fig. 855) proximalwärts gerichtet war, sich nun gegen die Aussenseite des Stolos (Fig. 856) wendet, während die Ventralseite aus der ursprünglichen distalen Lage medialwärts gerichtet wird. Diese Rotation, auf welche Brooks hingewiesen hat, vollzieht sich nicht an dem ganzen Körper der Salpenknospen gleichzeitig, sondern das Hinterende der Knospen, an welchem der Eläoblast gelegen ist, erleidet diese Rotation früher, als das Vorderende. Wenn wir daher einen Längsschnitt durch einen Salpenstolo dieses Stadiums, welcher etwas schräg geführt ist, wie dies Fig. 857 darstellt, genauer studiren, so werden wir in der Lage sein, den Process dieser Lageveränderungen zu verfolgen. Der Längsschnitt durch den Stolo Fig. 857 hat die einzelnen in der Entwicklung begriffenen Knospen (Kettensalpen) quer getroffen. Da er etwas schräg geführt ist, erscheinen die einzelnen Individuen in verschiedenen Höhen quer durchschnitten. Wir sehen nun, dass die Individuen 16—21, von denen das Hinterende im Querschnitt getroffen erscheint, bereits die definitiven Lagebeziehungen erkennen lassen. Sie sind entschieden zweireihig angeordnet. Die Individuen der linken Reihe (16, 18, 20) zeigen ihre Dorsalseite nach links gerichtet, ihre Ventralseite dagegen ist der Mittellinie des Gesammtstolos zugekehrt. Die Individuen der rechten Reihe zeigen die entgegengesetzte Lagerung.

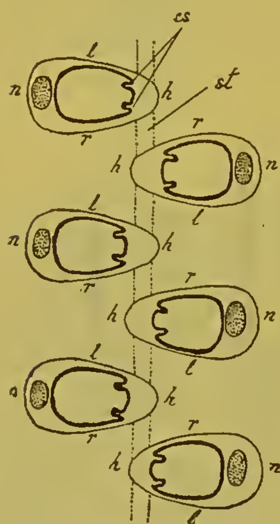


Fig. 856. Schema der Lagebeziehungen der Kettensalpen am Stolo.
es Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite der Knospen, *l* linke Seite, *n* Nervensystem und Neural- oder Dorsalseite, *r* rechte Seite, *st* Stolorest.

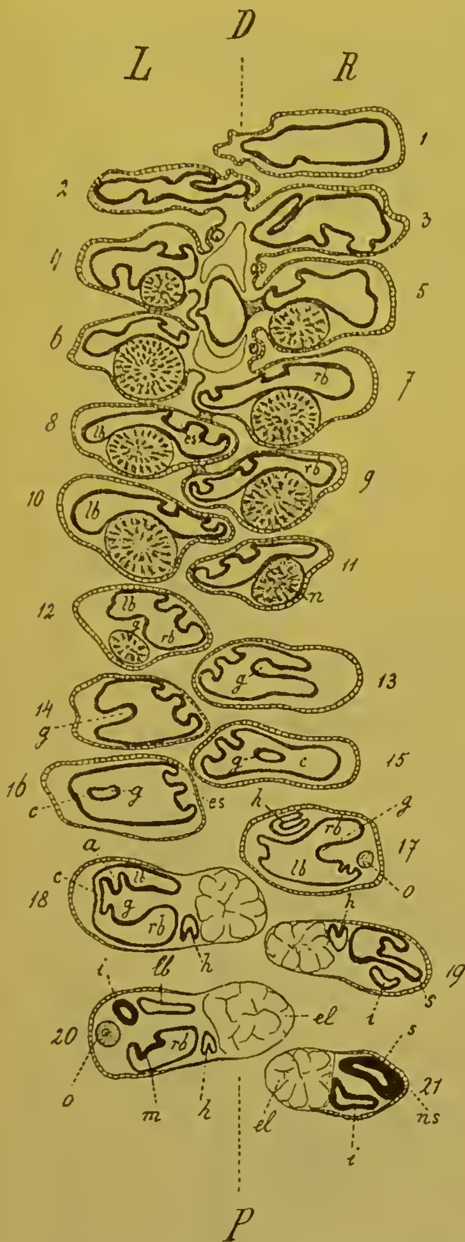


Fig. 857. Längsschnitt durch einen in der Entwicklung vorgeschrittenen Salpenstolo (nach BROOKS). Die einzelnen Individuen sind quer getroffen. Der Längsschnitt verläuft etwas schief derart, dass die distalsten Individuen (1, 2 etc.) durch die vorderste Körperregion, die proximalsten Individuen (21, 20 etc.) durch die hinterste Körperregion getroffen erscheinen.

D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links.

a Afteröffnung, *c* Cloake, *el* Eläoblast, *es* Endostyl, *g* Kieme, *h* Herz, *hs* Hämalseite der Knospen, *i* Intestinum, *lb* linke Hälfte der Athemhöhle, *m* Mund (Eingang in den Oesophagus), *n* Nervensystem, *ns* Neuralseite der Knospen, *o* Ovarium, *rb* rechte Hälfte der Athemhöhle, *s* Magen.

Betrachten wir dagegen die Querschnitte jener Knospen, welche durch die vordere Körperhälfte getroffen sind (7—11), so zeigt sich, dass die zweireihige Anordnung hier noch nicht vollkommen zur Durchführung gekommen ist, indem die Individuen der linken Reihe etwas nach rechts, die der rechten Reihe etwas nach links übergreifen. Es zeigt sich auch die Rotation noch nicht vollkommen durchgeführt. Der Endostyl (*es* Individuum 8), welcher uns die Ventral-(Hämal-)seite markirt, ist noch distalwärts (*D*) gerichtet; die Neuralseite, durch die Lage des Ganglions (*n* Individuum 11) gekennzeichnet, hat noch einigermassen ihre gegen die Proximalseite (*P*) des Stolos gerichtete primäre Lagerung bei-

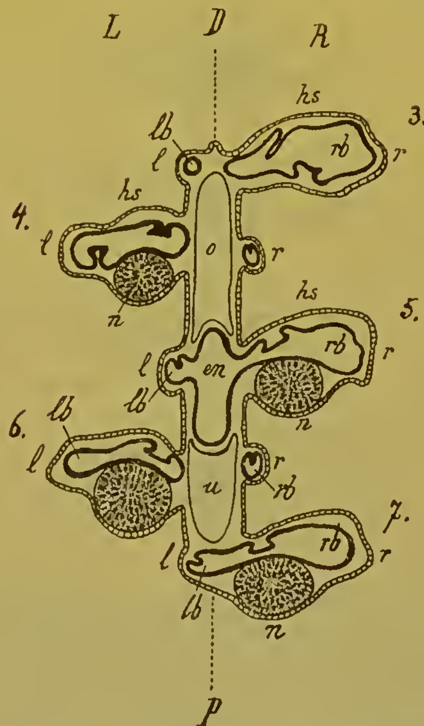


Fig. 858. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der Individuen 3—7 von Fig. 857 (nach BROOKS).

D distal, *P* proximal, *R* rechts, *L* links (in Bezug auf den Stolo).

en Entodermrohr des Stolos, *hs* Hämalseite der Knospen, *l* linke Seite der Knospen, *lb* linke Hälfte der Athemhöhle, *n* Nervensystem und Neuralseite der Knospen, *o* oberer Blutsinus im Stolo, *r* rechte Seite der Knospen, *rb* rechte Hälfte der Athemhöhle, *u* unterer Blutsinus im Stolo.

behalten. Man sieht an den hier vorliegenden Individuen auf das Deutlichste, wie die definitive biseriale Anordnung der Individuen des Salpenstolos auf die ursprüngliche monoseriale Anordnung, welche sich an dem Pyrosomenstolo erhalten hat, zurückzuführen ist.

Von besonderem Interesse sind die Verhältnisse der Individuen 3—7 in Fig. 857, welche in Fig. 858 schematisch wiedergegeben sind. Es tritt an diesen das Verhältniss der Knospen zum Stolo deutlich hervor. Der Stolo selbst ist in einem Schrägschnitt getroffen, welcher zwischen

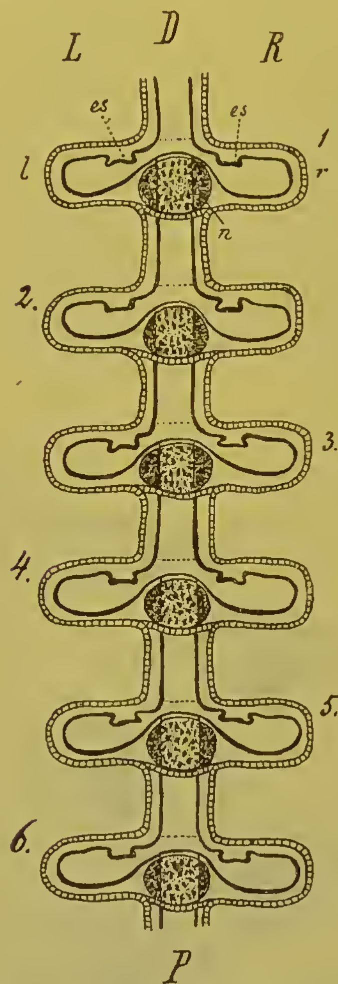


Fig. 859. Schematische Ansicht eines Salpenstolos, wie er erscheinen würde, wenn die Individuen keine secundäre Lageverschiebung erleiden würden (nach BROOKS).

P proximal, *D* distal, *R* rechts, *L* links am Stolo, *r* und *l* rechte und linke Seite der einzelnen Individuen, *es* Endostylfalten, *n* Ganglion.

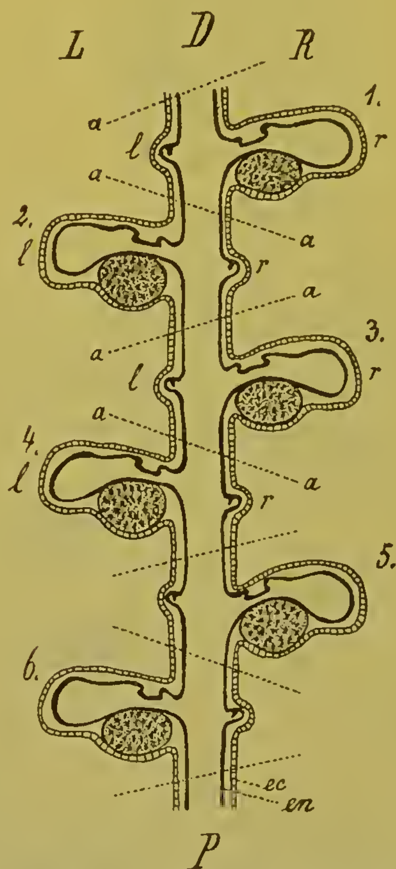


Fig. 860. Schematische Ansicht des Salpenstolos nach seitlicher Verschiebung der Knospen, gewonnen durch Wiederholung der Verhältnisse von Individuum 5 in Fig. 857 und 858.

P proximal, *D* distal, *R* rechts, *L* links, *r* und *l* rechte und linke Körperhälfte der Individuen, *a—a* Trennungslinien der einzelnen Individuen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm.

Längsschnitt und Querschnitt die Mitte hält. Man erkennt das durchschnittene Entodermrohr des Stolos (*en*), vorne den oberen Blutsinus (*o*) und hinten den unteren (*u*, vergl. Fig. 851 und 852). Das Individuum 5 lässt den Zusammenhang der rechten (*rb*) und linken Hälfte der Athemhöhle (*lb*) mit dem Entodermrohr des Stolos (*en*) erkennen. Sämmtliche

übrige Individuen sind in einem anderen Horizonte getroffen. So schieben sich bei den Individuen 4 und 6 die beiden Blutsinusse zwischen die rechte und linke Hälfte der Athemhöhle ein.

Zur weiteren Veranschaulichung dieser Verhältnisse mögen die in Fig. 859 und 860 nach Brooks reproducirten Schemata dienen. Fig. 859 zeigt eine Obensicht oder Oralansicht eines Salpenstolos, wie derselbe erscheinen würde, wenn die primären Lagerungsverhältnisse der Knospen unverändert geblieben wären (vgl. Fig. 855). Es zeigt sich, dass die rechte Körperhälfte jeder Knospe aus der rechten Hälfte des Stolos, die linke Körperhälfte aus der linken Stoloseite entstanden ist. Fig. 860 zeigt die einzelnen Knospen alternirend zu den Seiten des Stolos abgerückt. Dieses Schema ist durch eine Wiederholung der Verhältnisse des Individuums 5 in Fig. 857 und 858 gewonnen. Die Knospen 1, 3 und 5 sind gegen die rechte, die Individuen 2, 4 und 6 gegen die linke Seite des Stolos gewandert. Die Rotation der Individuen dagegen ist hier noch nicht zu erkennen.

Ursprünglich sind also die Anlagen der einzelnen Individuen (Knospen) nichts Anderes als hinter einander gelagerte Segmente des Stolos, welche durch Querfurchen von einander abgesetzt erscheinen. Sehr frühzeitig lassen diese Querfurchen in der Ansicht des Stolos von oben oder unten einen nicht mehr rein queren, sondern einigermassen schrägen Verlauf erkennen (Fig. 861), und zwar erscheinen sie alternirend in entgegengesetzter Richtung schräg gestellt, derart, dass die 1., 3. und 5. etc. und andererseits die 2., 4., 6. etc. dieser Furchen parallel verlaufen. In dieser Schrägstellung der Furchen ist die erste Vorbereitung zur späteren biserialen Anordnung zu erkennen; sie ist der Ausdruck der seitlichen Verlagerung der Körpermasse der einzelnen Stolosegmente. Wenn dann in späteren Stadien die einzelnen Stolosegmente nach den Seiten auseinanderrücken, so gewinnt man den Eindruck, als wenn die Entstehung der Salpenknospen auf einem seitlichen Hervorwachsen aus dem Stolo beruhe. Thatsächlich tritt diese irrthümliche Auffassung in den älteren Arbeiten über Salpenknospung vielfach zu Tage. Erst Brooks (No. 92) hat die Entstehung der Knospen auf eine Quertheilung des Stolos zurückgeführt.

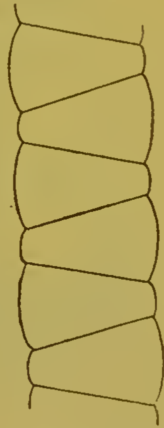


Fig. 861. Schematische Darstellung des Verlaufs der Querfurchen am Salpenstolo in der Ansicht von oben.

Je mehr die einzelnen Individuen seitlich abrücken, um so schärfer setzen sie sich auch von einander ab. Sie hängen dann an dem Ueberrest des Stolos, wie die Beeren an einer Traube (Fig. 862 *B*). Jener Ueberrest des Stolos (*st*) besteht aber aus nichts Anderem, als aus den hinter einander aufgereihten Verbindungssträngen (vgl. Fig. 860), durch welche die einzelnen Stolosegmente unter einander zusammenhängen. Diese Verbindungsstränge ziehen ursprünglich, wie aus der schematischen Fig. 859 hervorgeht, von der hämalen Seite jedes Individuums zu der Neuralseite der nächstgelegenen distalen Knospe. Sie inseriren sich ursprünglich in den mittleren Parthien des Knospenkörpers. In späteren Stadien, wenn die Knospen seitlich abgerückt und rotirt sind, stellen die Verbindungsstränge einen continuirlichen längsverlaufenden Strang dar, welchem die Knospen seitlich ansitzen. Die in diesem Strang verlaufenden Blutgefässe, nebst dem noch vorhandenen Entodermrohr, welches mit dem Kiemensack der einzelnen Knospen in

Communication steht, sind von Wichtigkeit für die Ernährung der Stoloindividuen. Man kann diesen längsverlaufenden Strang dann als Stolorest bezeichnen. Derselbe erleidet eine Lageveränderung gegenüber den Stoloindividuen, indem er immer mehr und mehr nach oben, also gegen die Ingestionsöffnung der Stoloindividuen, wandert (Fig. 862). Die Stoloindividuen sinken zu beiden Seiten des Stolorestes nach unten. Man kann diese Lageverschiebung besonders an den Ganglien deutlich verfolgen. Ursprünglich liegt das Neuralrohr des Stolos über dem Entodermrohr desselben, wie dies der Querschnitt Fig. 851 erkennen lässt. Folglich müssen die aus dem Neuralrohr hervorgegangenen Ganglien ursprünglich in der Medianlinie über den entodermalen Verbindungskanälen gelagert erscheinen, wie dies auch das schematische Bild Fig. 855 erkennen lässt.

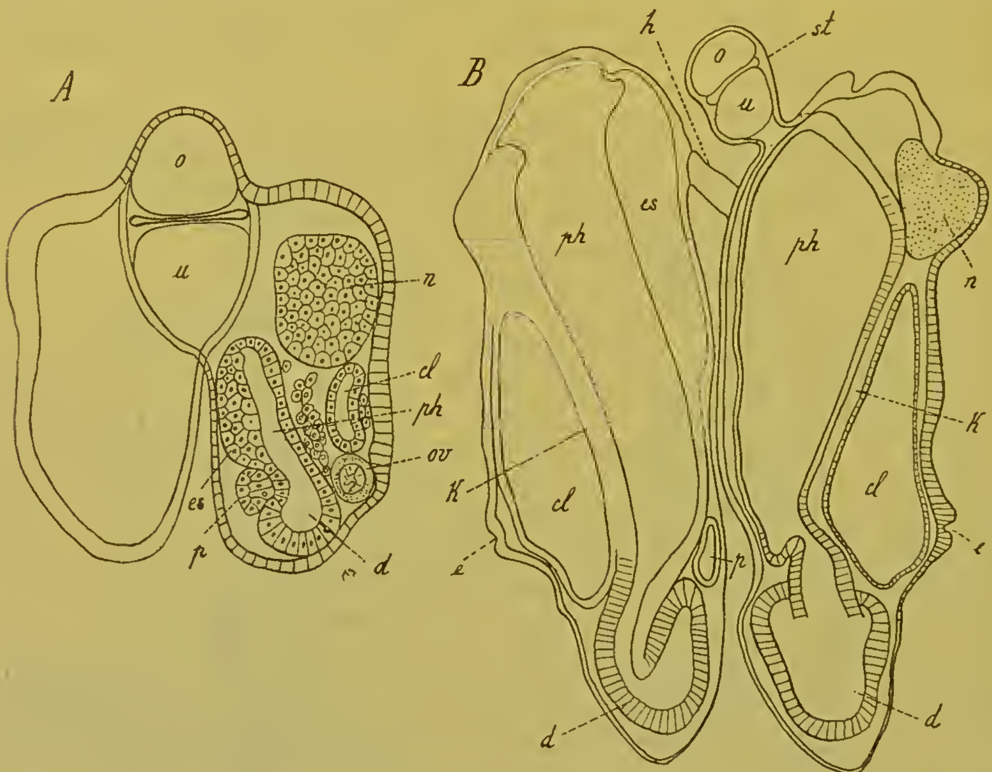


Fig. 862. Querschnitte durch einen Salpenstolo (nach SALENSKY).
A mit jüngeren, *B* mit älteren Knospen.
cl Cloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, *h* Haftfortsatz, *k* Kieme, *n* Nervensystem, *o* oberer Blutsinus im Stolorest, *ov* Ovarium, *p* Pericardialsäckchen, *ph* Pharynx, *st* Stolorest, *u* unterer Blutsinus im Stolorest.

Wenn später die Knospen seitlich abrücken, so sinken die Ganglien tiefer herab. Sie liegen dann zu den Seiten der entodermalen Verbindungskanäle, und zwar müsste dies auf dem Schema der Fig. 855 derart dargestellt werden, dass sie abwechselnd diese Verbindungskanäle für den Beschauer verdecken und von ihnen verdeckt werden. Später sinken die Ganglien und mit diesen die einzelnen Individuen noch weiter nach unten.

Durch das Absinken der Knospen nach unten zu beiden Seiten des Stolorestes löst sich eine Schwierigkeit, welche anscheinend für die Rotation der Knospen vorliegt. Es mag bei Betrachtung des Individuums 5 in Fig. 858 und noch mehr bei Betrachtung des Schemas Fig. 860 auffallen, auf welche Weise die in Individuum 5 auf der linken Seite ge-

legene Endostylfalte nach rechts herüberrücken kann, da sie doch von der rechten Körperhälfte durch das Entodermrohr des Stolos getrennt erscheint. Wir haben uns diese Verhältnisse durch das in Fig. 863 gegebene Schema zu verdeutlichen gesucht. Ursprünglich ziehen die Verbindungsstränge *a b*, aus denen sich der Stolorest zusammensetzt, von der neuralen Seite jedes Individuums zur Hämalseite des nächsten proximalen Individuums. Nach vollzogener Rotation müssten die Verbindungsstränge eigentlich einen zickzackförmigen Verlauf nehmen, wie dies in Fig. 863 *B* angedeutet ist. Später, wenn die Knospen nach unten absinken, rücken die Verbindungsstränge in die oberste, vorderste Region der Knospen, ganz nahe der Ingestionsöffnung, während die Endostylfalten nicht so weit nach vorne reichen (Fig. 863 *C*). Es existirt kein Hinderniss, welches im Wege stände, dass die einzelnen Verbindungsstränge sich zu einem einheitlichen Strange, dem Stolorest, vereinigen.

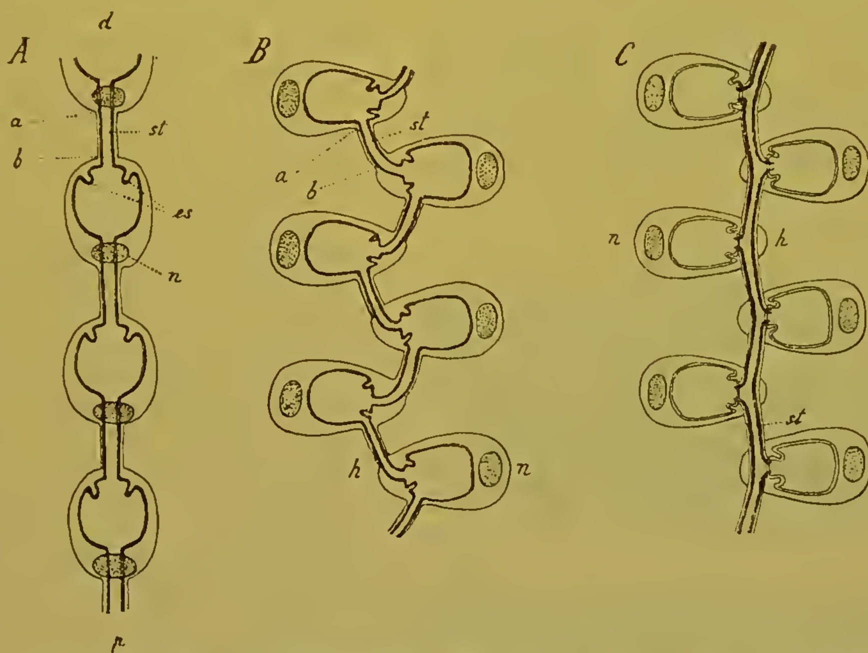


Fig. 863. Schema der Beziehungen der Verbindungsstränge *st* zu den Knospen am Salpenstolo.

A zeigt die Verhältnisse des Schemas Fig. 855 in der Ansicht von oben.

B Verhältnisse nach erfolgter Rotation der Knospen.

C Verhältnisse nach dem Absinken der Knospen.

a Distalende der Verbindungsstränge, *b* Proximalende derselben, *d* distal, *es* Endostylfalten, *h* Hämal- oder Ventralseite, *n* Nervensystem und Neural- oder Dorsalseite, *p* proximal, *st* Verbindungsstränge.

Der Stolorest ist auch noch in späten Stadien von jenen beiden Hauptblutgefässen (Fig. 851, 862 *o* und *u*) durchzogen, welche dem Stolo von Anfang an zukamen. Die Wand dieser Gefässe wird von einer besonderen endothelialen Auskleidung gebildet. Diese Blutgefässe sind demnach gegen die Knospen vollkommen geschlossen. Das Gefässsystem der Knospen entsteht ganz unabhängig von denselben. Es findet sonach kein Uebertritt von Blut aus dem mütterlichen Körper in den Knospenkörper statt.

Wenn die Knospen vollkommen ausgebildet sind, so wird der Stolorest rückgebildet. Er zerfällt in Abschnitte, welche in die einzelnen

Knospen eingezogen und daselbst resorbirt werden. Der Zusammenhang der Knospen (Kettenindividuen), welcher ursprünglich durch den Stolo vermittelt wurde, wird jetzt durch eigene Hautfortsätze (sogenannte Haftfortsätze) aufrecht erhalten (Fig. 865 *hf*), welche als Hautausstülpungen angelegt werden. Diese Haftfortsätze sind hohl und enthalten in ihrem Inneren ein Blutgefäss. Man könnte sie den sogenannten Mantelgefässen der Ascidien vergleichen. Indem die Haftfortsätze zweier benachbarter Kettensalpen gegen einander wachsen und sich mit einander verbinden, kommt die definitive Art der Verkettung der Individuen zu Stande. Meist besitzt jede Kettensalpe 8 derartiger Haftfortsätze, welche in vier Längsreihen gestellt erscheinen. Zwei Längsreihen sind ventral und zwei lateral. Die lateralen Haftfortsätze dienen zur Befestigung an den seitlich benachbarten Individuen, während die ventralen die Verbindung mit den beiden gegenüberstehenden Kettensalpen herstellen, wie dies durch das Schema der Fig. 864 *A* angedeutet erscheint. Meist erscheinen die Salpen in der Kette nicht senkrecht, sondern etwas schräg gestellt, was dadurch zu Stande kommt, dass die Haftfortsätze an der rechten und linken Körperseite nicht in gleicher Höhe inserirt sind (Fig. 864 *B*). Diese Schrägheit kann in eine vollkommen liegende Stellung übergehen, so zum Beispiel bei S. fusiformis. Bei S. (Cyclosalpa) pinnata erscheinen die Kettensalpen zu einer Rosette angeordnet, indem von jedem Individuum nur ein einziger von der Ventralseite entspringender Haftfortsatz abgeht, welcher radiär gegen den Mittelpunkt der Rosette verläuft, wo die Haftfortsätze sämmtlich wie die Speichen eines Rades zusammentreffen. Eine derartige Anordnung der Kettenindividuen ist für das Genus Cyclosalpa charakteristisch [1]).

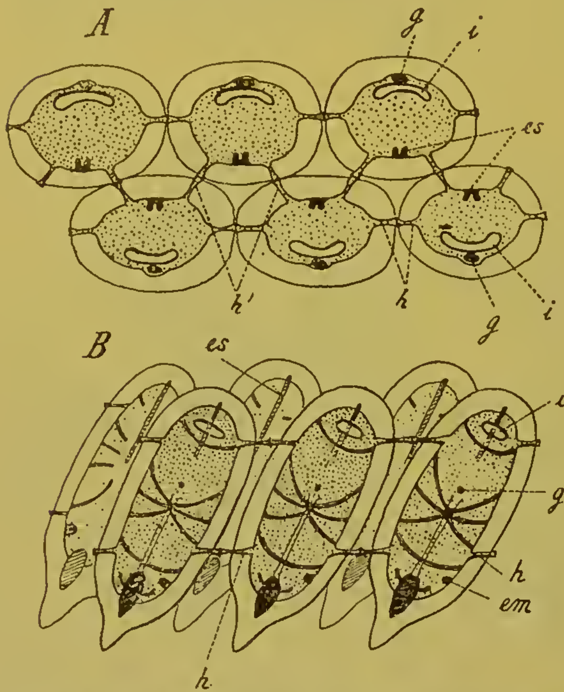


Fig. 864. Schematische Darstellung der Vereinigung der Kettensalpen unter einander.
A Ansicht der Kette von oben.
B Seitenansicht.
es Endostyl, *em* Embryo, *g* Ganglion, *h* laterale Haftfortsätze, *h'* ventrale Haftfortsätze, *i* Ingestionsöffnung.

Diese Vereinigung der Kettensalpen muss als Coloniebildung betrachtet werden. Während bei den Synascidien und Pyrosomen die durch Knospung entstandenen Individuen durch den gemeinsamen Cellulosemantel verbunden bleiben, geschieht die Verbindung der Kettensalpen durch besondere Haftorgane. Uebrigens ist diese Verbindung keine sehr innige. Wenn die Kette nach ihrer vollständigen Ausbildung durch die Oeffnung des sie bergenden Hohlraums im Cellulosemantel der Mutter geboren worden ist und sich von dem Stolo prolifer abgetrennt hat,

---

[1]) Vgl. bezüglich dieser Verhältnisse die Schilderungen von Leuckart No. 98.

zerreisst sie sehr leicht in einzelne, kleinere Stücke. Sehr häufig trennen sich einzelne Individuen von der Kette ab, um selbstständig weiter zu existiren.

Entwicklung der Organe der Knospen.

Wir haben uns in der vorhergehenden Auseinandersetzung, welche das Verhältniss der Knospen zum Stolo betrifft, vollständig an die kurze aber wichtige Mittheilung von Brooks (No. 92) angeschlossen. Für die Entwicklung der einzelnen Organe der Knospen, welche durch Umwandlung von Segmenten der im Stolo vorhandenen Längsstränge hervorgehen, sind hauptsächlich die Untersuchungen von Salensky (No. 101 und 102) und von Seeliger (No. 105) von Wichtigkeit geworden. Wenngleich diese Untersuchungen viel werthvolles Material für die Organogenese der Salpenknospen beibringen, so leiden sie doch, sobald wir uns auf den Boden der von Brooks vertretenen Auffassung stellen, unter dem Mangel, dass die Rotation, welche die Knospen um ihre Längsaxe erleiden und welche zuerst von Brooks erkannt wurde, keine Berücksichtigung erfahren hat. Es ist daher der Schilderung der früheren Entwicklungsstadien der Knospen eine irrthümliche, von den späteren Stadien entnommene Orientirung zu Grunde gelegt. Salensky und Seeliger lassen die Knospen einfach durch seitliches Auseinanderrücken der Stolosegmente entstehen. Für sie entwickelt sich der Rücken der Knospe aus der einen Seitenfläche des Stolos, während die Bauchseite der Knospe der entgegengesetzten Seite des Stolos entspricht. Für Brooks dagegen geht aus der rechten Stoloseite die rechte Körperhälfte der Knospen, aus der linken Stoloseite die linke Körperhälfte der Knospen hervor. Es ergiebt sich hieraus, dass die Angaben der älteren Autoren in Bezug auf die Organentwicklung einer durchgreifenden Revision unter Zugrundelage der Brooks'schen Orientirung bedürfen. Da eine solche bisher noch aussteht, so können wir über die Organogenese, welche wahrscheinlich mit der der Pyrosomaknospen grosse Uebereinstimmung zeigt, nur in ganz allgemeinen Zügen berichten.

Wir müssen nochmals darauf hinweisen, dass die erste Anlage der Knospen in einem queren Stolosegmente gegeben ist. Die proximalen Parthien dieses Segmentes werden zur Rückenseite der Knospe, die distalen zur Ventralseite derselben. Aus der oberen Region des Stolos entwickelt sich die vordere Körperparthie der Knospen, aus der unteren dagegen das Hinterende (vgl. das Schema Fig. 855). Die einzelnen Organe der Knospen bilden sich aus Abschnitten jener Röhren und Längsstränge, welche man an dem Querschnitte (Fig. 852) des Stolos unterscheiden kann.

Aus dem jedem Stolosegmente entsprechenden Abschnitte des centralen **Entodermrohres** geht zunächst der entodermale Theil der Athemhöhle (Pharynx der Knospe) hervor. Das Entodermrohr zeigt an Querschnitten durch den Stolo frühzeitig eine schmetterlingsähnliche Gestalt (Fig. 851 *C*), indem eine obere, eine untere und zwei seitliche Einbuchtungen zu erkennen sind. Später nimmt der Querschnitt des Entodermrohres die Form eines H an. Eine ähnliche Gestalt weist der Querschnitt an den Pyrosomenknospen (Fig. 844) auf. Dort stehen die beiden nach oben reichenden Schenkel dieser Bildung in Beziehung zur Ausbildung der Endostylfalten, während die nach unten sich erstreckenden Ausbuchtungen

die Darmschlinge liefern (vgl. pag. 1395). Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob hier ähnliche Verhältnisse obwalten. Auf jeden Fall zeigt sich die Anlage des Endostyls in paarigen, nach innen vorspringenden Falten, während die Darmschlinge (*d* in Fig. 855) aus dem unteren Ende des Entodermsäckchens hervorwächst.

Die **Cloake** der Knospen (Fig. 855 *c*) entsteht nach Brooks durch Vereinigung der paarigen Abschnitte der beiden Cloakenröhren. Das so entstandene, unpaare Cloakenbläschen nimmt sodann eine dorsale Lagerung in der hinteren Körperregion der Knospen ein. Indem in jener Scheidewand, welche zwischen der Cloakenhöhle und dem Pharynx sich ausdehnt, zwei seitliche Durchbrechungen auftreten, erscheinen die beiden Kiemenspalten angelegt, während die zwischen diesen Durchbrechungen bestehen bleibende Substanzbrücke die Anlage des **Kiemenbalkens** (Fig. 855 *g*) darstellt, dessen ventrale und seitliche Bekleidung dem Entoderm entstammt, während die Bekleidung der Dorsalseite von dem Epithel des Cloakenbläschens geliefert wird. Erst in späten Stadien brechen der Pharynxraum und der Cloakenraum nach aussen durch. Es werden auf diese Weise unter Betheiligung einer Ectodermeinstülpung die **Ingestions-** und **Egestionsöffnung** gebildet.

Nachdem das Neuralrohr in einzelne Segmente zerfallen ist, stellen die so entstandenen Anlagen des **Centralnervensystems** rundliche Bläschen von dicker Wandung dar. Diese Anlagen erscheinen in den jungen Knospen von ganz bedeutender Mächtigkeit (Fig. 857, 862 *n*). Später tritt das Ganglion an Masse mehr zurück. Die bläschenförmige Anlage, welche an der Dorsalseite der Knospe in der vorderen Körperregion gelegen ist, wird durch das Auftreten einer Querfurche in zwei Parthien zertheilt, welche anfangs noch mit einander zusammenhängen, später jedoch sich vollkommen trennen. Die vordere Parthie verbindet sich mit der entodermalen Wand der Athemhöhle. Indem ihr Lumen nach der Athemhöhle durchbricht, wandelt sie sich in die Anlage der Flimmergrube um. Die hintere Parthie stellt die Anlage des eigentlichen Ganglions dar. Das Lumen im Innern verschwindet. Es entwickelt sich eine periphere Schicht von Ganglienzellen und eine centrale Anhäufung von Leydig'scher Punktsubstanz. Bald wachsen auch die peripheren Nervenstränge aus. Ein dorsaler Auswuchs der Ganglienanlage stellt die Anlage der Augen dar, welche sich in den Knospen auf etwas andere Weise als im Embryo entwickeln. Vgl. hinsichtlich der Entwicklung der Augen Seeliger (No. 105) und M. Metcalf (No. 99 und 99a).

Aus dem **Mesoderm** des Stolos, welches durch ein die primäre Leibeshöhle erfüllendes Mesenchym und durch die von Brooks angegebenen Muskelröhren repräsentirt ist, gehen das Bindegewebe, die Blutgefässe, das Pericardialsäckchen, der Eläoblast und die Körpermuskulatur hervor. Wir sind aber nicht in der Lage, über die Entstehung dieser Organe genauere Angaben zu machen. Aus den Muskelröhren entsteht nach Brooks die Körpermuskulatur. Man muss sich wohl vorstellen, dass die paarigen Segmente dieser Röhren sich zu beiden Seiten des Knospenkörpers ausbreiten und so seitliche Muskelplatten liefern, welche durch Fensterbildung in die einzelnen Muskelreifen zerfallen.

Die Anlage der Geschlechtsorgane ist in dem Genitalstrang (Fig. 851, 852 *g*) gegeben.

Wir haben schon oben (pag. 1401) gesehen, dass im Inneren desselben frühzeitig junge Eizellen zu erkennen sind. Dieselben werden ursprünglich in grösserer Zahl angelegt. Später werden viele dieser jungen Eizellen zerstört und scheinen als Nährmaterial für die zur Entwicklung kommenden Eier zu dienen. Wenn sich der Genitalstrang zum Zerfall in einzelne Segmente anschickt, ordnen sich die Eizellen derart an, dass in jedem Stolosegment nur eine Eizelle abgelagert wird. Die kleineren peripheren Zellen des Genitalstranges liefern den Eifollikel, den Oviduct und (nach Seeliger) wahrscheinlich auch die Anlage des Hodens. Schon frühzeitig kann man an Querschnitten durch den Stolo erkennen, dass sich von dem Genitalstrang in jedem Stolosegmente nach unten zu eine Zellgruppe abtrennt, welche wahrscheinlich als Anlage des Hodens zu deuten ist (Fig. 851 *C*, *h*). Die in der Umgebung der Eizelle angeordneten Zellen werden zur Anlage des Follikels, während eine Anhäufung dieser Zellen, welche sich an der oberen Seite des Genitalstrangs erkennen lässt, als Anlage des Eileiters zu betrachten ist.

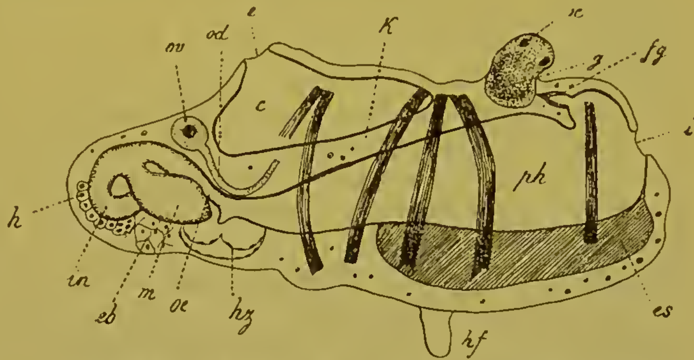


Fig. 865. Kettenform von Salpa democratica-mucronata aus dem distalen Abschnitte eines ganz alten Stolo prolifer (nach Seeliger).

c Cloake, *e* Egestionsöffnung, *eb* Eläoblast, *es* Endostyl, *fg* Flimmergrube, *g* Ganglion, *h* Hodenanlage, *hf* Haftfortsatz, *hz* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *in* Intestinum, *k* Kieme, *m* Magen, *oc* Auge, *od* Oviduct, *oe* Oesophagus, *ov* Eifollikel, *ph* Pharynx.

Ursprünglich liegt die Anlage der Geschlechtsorgane an dem hintersten Ende jeder Knospe. Später rückt der Eifollikel an der Dorsalseite weiter nach vorne und liegt dann über der Darmschlinge in der dorsalen Mittellinie, von wo sich der Oviduct in S-förmiger Krümmung nach rechts wendet, um an der rechten Seite des Körpers sich mit dem Epithel des Cloakenabschnittes zu verbinden (Fig. 865 *ov* und *od*). Die Hodenanlage (*h*) verbleibt länger an dem hinteren Körperende und stellt eine uhrglasförmig gekrümmte Platte dar, welche das Hinterende der Darmschleife umgreift. Später zerfällt sie in die einzelnen Hodenschläuche, welche zu einem gemeinsamen Ausführungsgang zusammentreten, der zwischen Enddarm und Magen auf einer papillenförmigen Erhebung in die Cloake mündet (vgl. Salensky No. 101 und 102, Seeliger No. 105). Der Hoden kommt in den Kettensalpen verhältnissmässig sehr spät zur Entwicklung.

5. Zur Auffassung des Generationswechsels bei den Tunicaten.

Unter den Tunicaten weisen die Pyrosomen, Doliolum und die Salpen einen ausgeprägten Generationswechsel auf. Derselbe hat schon seit Langem die Aufmerksamkeit der Forscher erregt und zu den mannigfachsten Erklärungsversuchen Veranlassung gegeben. Wir schliessen

uns im Allgemeinen der von LEUCKART (No. 98) begründeten und später von CLAUS (Grundz. d. Zool. 4. Aufl.) und GROBBEN (No. 79) vertretenen Auffassung an, dass der Generationswechsel bei den Tunicaten in Folge von Stockbildung durch Arbeitstheilung entstanden zu denken ist, indem wir den klaren Auseinandersetzungen GROBBEN's über dieses Thema folgen. Von neueren Behandlungen des letzteren sind auch die von ULJANIN (No. 86) und SEELIGER (No. 106) hervorzuheben.

Unter den Tunicaten weisen die Appendicularien, in welchen man die ursprünglichsten aller jetzt lebenden Tunicatenformen vermuthet hat, ausschliesslich hypogenetische Entwicklung auf. Wir werden hierdurch auf den Gedanken gebracht, dass die Fähigkeit, sich auf ungeschlechtliche Weise (durch Knospen) fortzupflanzen, erst in Folge der festsitzenden Lebensweise erworben wurde. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung findet sich ja bei festsitzenden Thieren so vielfach verbreitet. Man kann als Ursache hierfür mit GROBBEN anführen, dass der Ausfall der Locomotion ein grösseres Material von Körpersubstanz für die Zwecke der Fortpflanzung verfügbar machte und in Folge dessen eine neue Vermehrungsart in den Entwicklungscyclus aufgenommen werden konnte. Man kann aber auch hinzufügen, dass bei dem durch die festsitzende Lebensweise erschwerten Verkehr der Geschlechter unter einander die Fähigkeit, sich auf ungeschlechtliche Weise zu vermehren, von besonderer Wichtigkeit für die Erhaltung der Art sein musste.

Offenbar waren ursprünglich sämmtliche Individuen der betreffenden Art in gleicher Weise befähigt, sich sowohl auf geschlechtliche, als auch auf ungeschlechtliche Weise fortzupflanzen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung führte zur Stockbildung, da die Knospen nicht oder nur in unvollkommener Weise befähigt waren, sich vom Mutterthiere zu entfernen. So waren anfangs alle Individuen in der Lage, durch ungeschlechtliche Fortpflanzung die Colonie, welcher sie angehörten, zu vergrössern, oder auf geschlechtlichem Wege neue Colonien zu begründen. Ein derartiges Verhalten findet sich z. B. bei den Ascidiozooiden von Pyrosoma, welche Stolonen produciren und Geschlechtsproducte zur Reife bringen.

Es muss als ein späteres, abgeleitetes Verhalten betrachtet werden, wenn sich diese beiden Aufgaben des Fortpflanzungsgeschäftes auf verschiedene Individuen der Colonie vertheilten, derart, dass die zuerst entstandenen Individuen einer Colonie sich ausschliesslich die Vergrösserung derselben durch Knospung angelegen sein liessen, während die später entstandenen Individuen zur Begründung neuer Colonien durch geschlechtliche Fortpflanzung schritten. Eine derartige Einrichtung, in welcher wir bereits die ersten Anfänge des Generationswechsels zu erblicken haben, findet sich bei den Synascidien. Es wurde bereits von GANIN im Anschlusse an Beobachtungen von KROHN festgestellt, dass hier die aus dem Ei sich entwickelnden Individuen, welche die Colonie begründen, sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, während die durch Knospung entstandenen Abkömmlinge dieser Individuen wieder Geschlechtsproducte hervorbringen.

Bei den Salpen nun finden wir dieses Verhältniss schärfer ausgeprägt und derart fixirt, dass eine regelmässige Aufeinanderfolge von zwei Generationen festgesetzt ist, von denen die eine sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem, die andere nur auf geschlechtlichem Wege fortpflanzt. Gleichzeitig lassen die beiden Generationen gewisse Verschiedenheiten ihrer Körpergestaltung erkennen. GROBBEN hat mit vollem Rechte

darauf hingewiesen, dass sich diese Verschiedenheiten aus den verschiedenen Lebensbedingungen und den verschiedenen Aufgaben, die den beiden Generationen zukommen, erklären lassen. Die Spitzen, welche am Hinterende der Amme von Salpa democratica-mucronata hervorragen (Fig. 849), dienen zum Schutze des daselbst befindlichen Stolo prolifer. Die Amme von S. democratica-mucronata besitzt um einen Muskelreifen mehr, als das Geschlechtsthier, weil durch das Vorhandensein des Stolo prolifer grössere Anforderungen an ihre locomotorischen Fähigkeiten gestellt werden. Andererseits lässt sich die Gestalt der Geschlechtsform (Kettenform) aus ihrer gedrängten Lage in der Kette erklären.

Es ergiebt sich aus dem Vorhergehenden, dass uns die Solitärform und sämmtliche von ihr producirte Kettenindividuen als Mitglieder einer und derselben Colonie erscheinen müssen. Die Solitärform (Amme) ist die Begründerin der Colonie, während die von ihr auf ungeschlechtlichem Wege producirten Ketteniudividuen zur Begründung neuer Colonien Veranlassung geben, indem sie auf geschlechtlichem Wege neue Solitärformen hervorbringen.

Die heteromorphe Entwicklung der Individuen in der Salpencolonie erinnert an den Polymorphismus der Siphonophoren. Noch stärker als bei den Salpen kommt der Polymorphismus bei den Dolioliden zur Ausbildung, wo wir in der tonnenförmigen Amme, den Lateralsprossen und den Mediansprossen verschieden gestaltete Individuen eines und desselben Thierstockes zu erkennen haben (vgl. oben pag. 1311 und 1381).

Der Generationswechsel der P y r o s o m e n beruht in der Aufeinanderfolge von dem Cyathozooid und den Ascidiozooiden. Das Cyathozooid entspricht der Solitärform der Salpen, bleibt aber rudimentär. Seine Entwicklung ist nur auf das Embryonalleben beschränkt. Es pflanzt sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege fort. Dagegen haben die Ascidiozooide neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die Fähigkeit der Knospung bewahrt, daher in den Generationscyclus von Pyrosoma eine aus dem Ei hervorgegangene Generation (Cyathozooid) mit mehreren durch Knospung entstandenen Generationen (Ascidiozooiden) abwechselt.

Ueber den Generationswechsel der D o l i o l i d e n haben wir bereits oben (pag. 1381 ff.) ausführlich berichtet.

Der Generationswechsel der Tunicaten muss nach dem oben Gesagten von der Coloniebildung abgeleitet und mit Leuckart als ein Fall von Arbeitstheilung betrachtet werden. Es ergiebt sich hierbei nur die eine Schwierigkeit, zu erklären, in welcher Weise jene hypothetischen Tunicatenahnen, welche zur Festsetzung schritten, die Fähigkeit erworben haben, sich durch Knospung fortzupflanzen. Es ist schwer denkbar, wie eine Thierform, welche sich bisher ausschliesslich geschlechtlich fortpflanzte, dazu kam, Knospen zu produciren. Manche Verhältnisse deuten darauf hin, dass bei den Tunicaten die Knospung sich aus der Theilung entwickelt hat. Vor Allem muss die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Amaroecium eigentlich als Theilungsprocess betrachtet werden (vgl. oben pag. 1361). Wir werden also annehmen dürfen, dass die hypothetischen Tunicatenahnen sich zunächst neben der geschlechtlichen Vermehrung auch durch Theilung fortpflanzten und dass aus dieser Vermehrungsart sich später die Knospung und Stolonenbildung entwickelt hat.

Die Schwierigkeit, welche aus der Vorstellung erwächst, dass die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren, eine erst nach der Festsetzung erworbene sein sollte, haben Balfour (Handbuch d. vgl. Embr.)

und Uljanin (No. 86) dadurch zu beseitigen gesucht, dass sie diesen Process zunächst an den Embryonen auftreten lassen. Die Tunicaten hätten nach dieser Auffassung zunächst die Fähigkeit erworben, sich in den ersten Embryonalstadien zu theilen, wie dies beispielsweise bei Lumbricus trapezoides (pag. 186) der Fall ist. Erst secundär sei diese Fähigkeit aus den Embryonalstadien auf die ausgebildete Form übertragen worden. Wenn wir uns jedoch erinnern, welche weitgehende, regenerative Fähigkeiten den Tunicaten zukommen (vgl. oben pag. 1360), so werden wir kaum nöthig haben, auf diese Hypothese zu recurriren. Es liegt kein Grund gegen die Annahme vor, dass die Fähigkeit der Theilung von Anfang an auf die ausgebildete Form sich erstreckte, ja es war diese Fähigkeit möglicherweise von älteren Tunicatenahnen, welche noch pelagisch lebten, direct überkommen. Denn wenn auch der Umstand, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Appendicularien fehlt, darauf hinzudeuten scheint, dass dieselbe erst nach erfolgter Festsetzung erworben wurde, so haben wir doch keine Sicherheit nach dieser Richtung.

Seeliger, welcher dem Mesoderm eine hervorragende Rolle in der Ausbildung des Stolo prolifer und der Knospen zuschreibt, und welcher das Stolomesoderm wenigstens bei Pyrosoma von dem Geschlechtsapparat des Mutterthieres herleitet, glaubt in der Beschränkung der geschlechtlichen Fortpflanzung den Grund für die Entwicklung der Knospen sehen zu können, indem bei Entwicklung eines einzigen Eies das übrig bleibende Material des Eierstockes seine plastischen Fähigkeiten als Stolomesoderm zur Verwendung bringt. Immerhin bleibt auch bei einer derartigen Annahme die Art und Weise, auf welche die Knospung erworben wurde, in Dunkel gehüllt.

Es hat nicht wenig zur Verwirrung der Ansichten über den Generationswechsel der Tunicaten beigetragen, dass die Eizellen in den Knospen vielfach sehr frühzeitig zur Reife kommen. Wir können sie bereits im Genitalstrang des Pyrosomen- und Salpen-Stolos unterscheiden. Man hat daher vielfach die Ansicht ausgesprochen, dass das Ovarium eigentlich der Solitärform angehört und in die Kettenformen nur deponirt wird. Dieser Standpunkt, welcher besonders von Brooks (No. 88--91) vertreten wurde, erscheint nicht berechtigt. Wir schliessen uns hinsichtlich dieses Punktes den Ausführungen Seeliger's an. Das Ei mit seinem Follikel ist ebensogut ein Organ der Kettenform, wie sämmtliche übrigen Organe. Dass die Eizellen frühzeitig zur Differenzirung kommen, ist auf das Bestreben nach möglichster Beschleunigung der Geschlechtsreife zurückzuführen. Wir finden das Gleiche bei den Hydroiden, ja auch bei den parthenogenetischen Cladoceren und Aphiden, sowie bei den Dipteren (Polzellen).

Brooks betrachtete sämmtliche Ovarien der Kettensalpen zusammengenommen als die in den Stolo gerückte Keimdrüse der Solitärform. Für ihn ist die Solitärform nicht geschlechtslos, sondern ein Weibchen, während die Kettensalpen als Männchen aufzufassen seien, die durch Knospung an den Weibchen entstehen. Die Solitärform legt in jedes Männchen ein Ei ab, welches sich dann dort zu einem Weibchen entwickelt. Für Brooks reducirt sich demnach der Generationswechsel der Salpen auf eine Art von sexuellen Dimorphismus.

Wir haben schon oben (pag. 1400) erwähnt, dass Todaro, indem er die ganzen Knospen aus gewissen embryonalen Keimzellen (germoblasti) hervor-

gehen lässt und letztere direct auf Blastomeren des Embryos zurückführt, die Kettensalpen nicht als Abkömmlinge, sondern nur als die jüngeren Geschwister der Solitärform betrachtet. Streng genommen würde aber TODARO nur berechtigt gewesen sein, eine ungeschlechtliche Vermehrung des Embryos in frühen Stadien der Embryonalentwicklung anzunehmen.

SALENSKY (No. 74 und 102) führt den Generationswechsel der Tunicaten auf die Metamorphose zurück. Indem die Larven der Tunicaten die Fähigkeit erlangten, sich ungeschlechtlich fortzupflanzen, resp. indem diese Fähigkeit, welche ursprünglich den ausgebildeten Formen zukam, in die Larvenstadien verlegt wurde, war die Möglichkeit gegeben, die Reihe von Formumwandlungen, unter denen die Metamorphose einhergeht, auf mehrere Generationen auszubreiten. Es erklärt sich hieraus der Dimorphismus der Generationen. Für SALENSKY repräsentirt sonach die Solitärform ein Larvenstadium, und die Kettenform das ausgebildete Thier. Es muss dagegen angeführt werden, worauf bereits LEUCKART (No. 98) hingewiesen hat, dass wir die Solitärform ganz ebenso wie die Kettenform als ein vollkommen ausgebildetes Individuum zu betrachten berechtigt sind.

III. Allgemeines über die Tunicaten.

Wenn wir es unternehmen, aus der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten Schlüsse allgemeinerer Natur abzuleiten, so fällt uns zunächst auf, wie geringe Uebereinstimmung unter den einzelnen Angaben über die Entwicklungsgeschichte dieser Formen besteht. Um hier nur einige Beispiele herauszugreifen, sei erwähnt, dass das Centralnervensystem bei den Larven der Ascidien auf eine Ectodermeinstülpung zurückgeführt wird; dagegen soll es bei den Knospen der Synascidien nach den Angaben von KOWALEVSKY, welche neuerdings wieder von HJORT (No. 59) bestätigt wurden, dem Entoderm der Knospe entstammen. Bei dem Cyathozooid von Pyrosoma und wahrscheinlich auch bei den vier ersten Ascidiozooiden wird es vom Ectoderm abgeleitet, während SEELIGER es bei den später zur Entwicklung kommenden Ascidiozooiden, ebenso wie bei den Salpenknospen auf das Mesoderm zurückführt. Eine ähnliche Unsicherheit herrscht bezüglich der Entwicklung der Peribranchialräume und der Cloake. Bei den Larven der Ascidien sind wir noch im Ungewissen, inwieweit das Ectoderm und das Entoderm an ihrer Bildung sich betheiligen; jedenfalls entstammen sie aber an dem Cyathozooid von Pyrosoma ausschliesslich dem Ectoderm. Dagegen stimmen fast alle Autoren darin überein, dass die Peribranchialsäcke sich in den Knospen der Ascidien von dem centralen Entodermsäckchen abschnüren. Bei den Salpenknospen und den später entstehenden Ascidiozooiden von Pyrosoma führt SEELIGER die Peribranchialröhren auf das Mesoderm zurück. Bei einer derartigen Divergenz der Angaben ist es schwer zu entscheiden, inwieweit dieselbe auf Beobachtungsirrthümer oder auf thatsächlich vorhandene Unterschiede zurückzuführen ist. Es fällt uns z. B. schwer, anzunehmen, dass die Knospen bei Pyrosoma sich durchaus in anderer Weise entwickeln sollen, als die Knospen der so nahe stehenden Synascidien. Wir müssen hier die Ergebnisse weiterer Untersuchungen abwarten, bevor wir ein endgültiges Urtheil fällen.

Auf jeden Fall müssen wir die Knospenentwicklung und die Embryonalentwicklung stets auseinanderhalten, da beide auf ganz ver-

schiedene Entwicklungsprincipien zurückzuführen sind. Im Embryo werden die Primärorgane aus einer ursprünglich indifferenten Masse von Blastomeren neu angelegt, während bei der Knospung, welche wir offenbar von der Theilung herzuleiten haben, Theilstücke der wichtigsten Primärorgane aus dem mütterlichen Organismus in die Knospe übernommen werden. Wenngleich der Satz: dass alle wichtigeren Organe in der Knospe resp. im Stolo sich von den entsprechenden Organen des Mutterthieres durch Abschnürung herleiten, noch weit entfernt ist, durch die bis jetzt vorliegende Litteratur über Knospung der Tunicaten gestützt zu werden, so fehlt es doch nicht an mannigfachen Angaben, welche darauf hinweisen, dass die Lösung der Frage nach der Herkunft der Organe in den Knospen nach dieser Richtung zu suchen sein dürfte (vgl. oben pag. 1393). So scheint es z. B., dass die Stränge, welche das rosettenförmige Organ von Doliolum zusammensetzen, directe Fortsetzungen aller wichtigeren Organe des Mutterthieres darstellen. Auch in die vier ersten Ascidiozooide von Pyrosoma setzen sich die Peribranchialröhren und die Pericardialanlage des Cyathozooids continuirlich fort. Es sei ferner erwähnt, dass nach Kowalevsky die Cloakenröhren im Salpenstolo von der Cloake des Mutterthieres abstammen sollen u. s. f. Diese Angaben, denen allerdings viele gegentheilige gegenüberstehen, deuten darauf hin, dass in der Knospe keines der wichtigeren Organe neu angelegt wird, sondern, dass alle wichtigeren Organanlagen aus dem Mutterthier in den Stolo und in die Knospen übergehen, während wirkliche Neubildung von Organanlagen nur im Embryo stattfindet. Eine Ausnahme von dieser Regel würde am ehesten für das Nervensystem als wahrscheinlich zu bezeichnen sein. Da wir wissen, dass das Gehirn der Ascidien nach Exstirpation regenerirt wird, so ist die Möglichkeit zuzugeben, dass es auch in den Knospen durch Neubildung, aber wahrscheinlich immer nur vom Ectoderm aus, hervorgeht.

Wenden wir unsere Blicke auf die **Embryonalentwicklung**, so gehen auch hier die Ascidien, die Pyrosomen und die Salpen weit auseinander. Allerdings ist die Embryonalentwicklung der Salpen so ungenügend bekannt, dass wir kaum in der Lage sind, irgend etwas Bestimmtes über dieselbe auszusagen. Wenn wir sehen, dass nach Salensky alle zur Untersuchung gekommenen Species durch wichtige Differenzen des Entwicklungsmodus von einander getrennt scheinen, so ergiebt sich schon hieraus, dass hier für fernere Untersuchungen noch ein weites Feld geöffnet erscheint. Immerhin können wir sagen, dass die Pyrosomen sowohl als die Salpen eine stark cänogenetisch veränderte Embryonalentwicklung besitzen. Bei den Pyrosomen hat die Anhäufung von Nahrungsdotter, bei den Salpen die Verwachsung des Embryos mit dem Mutterkörper nebst anderen Verhältnissen auf die Entwicklung des Embryos verändernd eingewirkt. In beiden Fällen ist die Entwicklung eine directe und im Vergleich zur Ascidienentwicklung stark abgekürzt. Von Interesse erscheint es, dass bei den Salpen ein so wichtiges Organ wie die Chorda dorsalis in der Embryonalentwicklung unterdrückt zu sein scheint. Auch bei den Pyrosomen kommt dasselbe im Cyathozooid nicht deutlich zur Entwicklung, wenngleich Salensky eine Spur der ersten Anlage gefunden zu haben glaubt. Ebenso fehlt eine Chordaanlage bei den Knospen sämmtlicher Tunicaten. Allerdings hat Salensky das als Eläoblast bezeichnete provisorische Organ im Salpenembryo als Chordarudiment gedeutet. Es ist für diese Deutung wenig günstig, dass

der Eläoblast auch in den Knospen von Pyrosoma und den Salpen vorkommt, während sonst die provisorischen Larvenorgane in den Knospen nicht zur Anlage kommen. So sehen wir z. B., dass das Nervensystem an dem durch Knospung erzeugten zweiten Individuum in der Diplosomidenlarve nicht mehr larvalen Charakter aufweist (vgl. oben pag. 1369). Der Eläoblast fehlt in den Knospen der Synascidien und Dolioliden, ebenso wie er auch in dem Cyathozooid von Pyrosoma nicht zur Anlage kommt.

Für die Hauptgruppen der Tunicaten wurde von Salensky die Theilnahme der Follikelzellen an dem Aufbau des Embryos behauptet. Wir stehen diesen Angaben, wie wir oben pag. 1285, 1314 und 1338 genauer ausgeführt haben, ziemlich skeptisch gegenüber und möchten glauben, dass sich diese Theilnahme darauf reducirt, dass die Follikelzellen als Nährmaterial von den Blastomeren aufgenommen werden.

Wie sich aus dem oben Gesagten ergiebt, so sind wir für die Beurtheilung der Stellung und Phylogenie der Tunicaten fast ausschliesslich auf die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Ascidien angewiesen. Unter diesen haben die solitären Formen nebst Clavellina das werthvollste Material ergeben, während die dotterreichen Synascidieneier abgeleitete Verhältnisse erkennen lassen.

Unter den jetzt lebenden Tunicaten gelten die Appendicularien als diejenigen, welche die ursprünglichsten Verhältnisse der Organisation bewahrt haben. Wir müssen uns aber die Frage vorlegen, inwieweit diese Verhältnisse wirklich ursprüngliche sind. Die Appendicularien gleichen im Bau ausserordentlich den freischwimmenden, geschwänzten Ascidienlarven. Sie unterscheiden sich von denselben hauptsächlich durch den Mangel eines gemeinsamen Cloakenraumes, während der After und die beiden Peribranchialröhren selbstständig, und zwar an der Ventralseite des Körpers, nach aussen münden. Da wir die bei den Ascidien sich geltend machende Verkürzung der Dorsalregion und die dadurch erzeugte Annäherung von Ingestions- und Egestionsöffnung auf die festsitzende Lebensweise zurückführen, so würde das Lagerungsverhältniss des Afters bei den Appendicularien, welches offenbar als ein ursprüngliches betrachet werden muss, darauf hinweisen, dass die Appendicularien Nachkommen jener hypothetischen Tunicatenvorfahren darstellen, welche noch die ursprüngliche pelagische Lebensweise bewahrt hatten. Andererseits weisen die Appendicularien eine Reihe offenbarer Rückbildungserscheinungen auf, welche geeignet sind, die Vermuthung zu stützen, dass wir uns auch bereits die Stammform der Appendicularien als festsitzende Tunicatenform zu denken haben. Offenbar sind die Appendicularien als geschlechtsreife Larvenformen aufzufassen. Es wurde bei ihnen die Geschlechtsreife in immer frühere Stadien verlegt, und schliesslich kam die reife, ausgebildete Form gar nicht mehr zur Entwicklung. Wie haben wir uns die letztere vorzustellen? Als ein freischwimmendes, etwa zwischen Amphioxus und den Ascidienlarven die Mitte haltendes Wesen, oder als eine bereits festsitzende Ascidienform? Die letztere Annahme muss als die wahrscheinlichere bezeichnet werden. Das Auftreten des Cellulosemantels, der Hermaphroditismus und das Undeutlichwerden der Körpersegmentirung müssen als Erwerbungen bezeichnet werden, welche wahrscheinlich erst in Folge der festsitzenden Lebensweise aufgetreten sind. Da diese Charaktere sich bei den Appendicularien finden, so werden wir mit einer gewissen Berechtigung die Appendicularien als geschlechtsreife

Larven einer bereits festsitzenden Tunicatenform betrachten dürfen[1]). Auf jeden Fall werden sich aber alle phylogenetischen Speculationen über die Tunicaten auf eine genaue Betrachtung des Baues der Appendicularien und der Ascidienlarven stützen müssen.

Unter den Ascidien sind wahrscheinlich die solitären Formen als die ursprünglicheren zu betrachten. An die Synascidien schliessen sich die Pyrosomen direct an. Man kann die letzteren als eine nicht festgewachsene Synascidiencolonie mit grosser, gemeinsamer Cloake bezeichnen. Die interessanten Coelocormidae zeigen die Entwicklung der Gesammtcolonie nach einer ähnlichen Richtung. Auch hier ist die Colonie nicht festgewachsen. Dagegen kann der innere Hohlraum nicht direct der gemeinsamen Cloake der Pyrosomen verglichen werden (vgl. Herdmann No. 24). Die Pyrosomen vermitteln den Uebergang zu den freischwimmenden Dolioliden. Bereits Huxley hat dies unter Hinweis auf den Bau der Kieme und auf die Gegenüberstellung der beiden Körperöffnungen ausgesprochen (vgl. auch Grobben No. 79). Die Dolioliden (Cyclomyaria), unter denen Doliopsis (Anchinia) die ursprünglichsten Charaktere aufweist, müssen als die phylogenetisch ältesten Thaliacea betrachtet werden. Die Salpen (Desmomyaria) sind als von diesen abgeleitete Formen aufzufassen. Wir werden daher auch die Verhältnisse der Kieme der Salpen von denen der Dolioliden ableiten und nicht dieselben (wie dies neuerdings von Van Beneden und Julin geschehen ist) als sehr ursprüngliche direct mit denen der Appendicularien parallelisiren (vgl. oben pag. 1293). Welcher Umwandlungen der Tunicatenorganismus fähig ist, zeigen die merkwürdigen, am Grunde der Tiefsee festsitzenden Octacnemidae, von sternförmigem, Lucernaria-ähnlichem Habitus, welche wahrscheinlich als umgewandelte Salpen betrachtet werden müssen (Herdmann No. 29 Part. III).

Seitdem durch Kowalevsky die Grundlagen unserer Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte der Ascidien und des Amphioxus gelegt worden sind, kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die beiden Stämme der Tunicaten und der Cephalochorda in den innigsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen. Die späteren Untersuchungen haben diese Ueberzeugung nur befestigt. Es zeigt sich in den wichtigsten Punkten der Organisation und der Entwicklung eine Uebereinstimmung, welche nur auf wahrer Homologie beruhen kann. Das Vorhandensein eines dorsal gelegenen Neuralrohres, das sich in frühen Stadien durch den Neuroporus nach aussen öffnet, der Besitz einer zwischen diesem und dem Darmkanal sich ausdehnenden Chorda dorsalis, die Umwandlung der vordersten Parthie des Darmkanals in einen von seitlichen Kiemenspalten durchbrochenen respiratorischen Abschnitt, dessen Ventralseite von der Hypobranchialrinne (Endostyl) eingenommen wird, und endlich die Umwandlung des hintersten Körperabschnittes in ein mit unpaarem Flossensaume versehenes Locomotionsorgan, im Bereich dessen die Darmanlage eine Rückbildung erfährt — das sind die wichtigsten übereinstimmenden Merkmale des Amphioxus und der Tunicatenlarven. Es mag noch hinzugefügt werden, dass auch die ersten Stadien der Entwicklung beider Formen in auffallender Weise einander gleichen. Erst neuerdings haben Van Beneden und Julin (vgl. oben pag. 1278), denen allerdings Davidoff nicht beistimmt, für die Ent-

---

[1]) Auch Willey (No. 54a) erklärt neuerdings die Appendicularien für rückgebildete Formen.

wicklung des Mesoderms und der Chorda Angaben gemacht, durch welche die Uebereinstimmung mit Amphioxus eine fast vollständige wird. Wir sind demnach berechtigt, die Tunicaten und die Cephalochorda, denen die Vertebraten anzureihen sind, als Glieder einer grossen, gemeinsamen Gruppe, der Chordata, anzusehen und dieselben von einer gemeinsamen Stammform (die Protochordata) herzuleiten. Wir haben uns die letztere als eine pelagische, segmentirte, mit Kiemenspalten und Chorda versehene Form vorzustellen. Die Tunicaten weisen dieser Stammform gegenüber gewisse Rückbildungserscheinungen auf, welche allgemein als Folgen der festsitzenden Lebensweise betrachtet werden, während nach anderer Richtung ihre Organisation eine Höhergestaltung erfahren hat. Besonders ist es das System des Kiemenkorbes, welches vielfach beträchtliche Complicationen aufweist.

Unter den Rückbildungen, welche sich an dem Körper der Tunicaten erkennen lassen, ist in erster Linie der Verlust des Cöloms und das Verschwinden der Körpersegmentirung hervorzuheben. Nur in der Schwanzregion der Ascidienlarven und der Appendicularien haben sich noch Spuren der bei den Ahnen der Tunicaten jedenfalls vorhandenen Segmentirung erhalten. Man kann an dem Schwanzabschnitt des Nervensystems der Ascidienlarven — wie dies Kupffer zuerst erkannte — segmentweise abtretende Spinalnerven beobachten. Bei den Appendicularien stehen dieselben mit paarigen Ganglienanschwellungen am Rückenmarke in Zusammenhang. Hier konnte Langerhans (No. 2) durch Anwendung von Reagentien den Zerfall der Schwanzmuskulatur in zehn hinter einander folgende Muskelsegmente (Myomere) nachweisen, welche von segmental angeordneten, motorischen Nervenpaaren versorgt werden. In einzelnen Fällen fand Langerhans in der hinteren Schwanzregion der Appendicularien die Spinalnerven der linken Seite etwas gegen die entsprechenden der rechten Seite nach vorne verschoben. Ein ähnliches Verhalten weist auch Amphioxus auf. Dagegen haben sich in der vorderen Körperregion keine Spuren der Segmentirung mehr erhalten.

Wenn wir auch im Allgemeinen die grosse Uebereinstimmung im Bau und der Entwicklung von Amphioxus und den Tunicaten anerkennen müssen, so ist es doch im Einzelnen sehr schwierig, in exacter Weise die Homologien der Organe beider Gruppen festzustellen. Dieser Versuch ist besonders von Van Beneden und Julin unternommen worden. Doch möchten wir nicht allen ihren Ausführungen den Werth zwingender Beweise zuerkennen. Ausgehend von der Betrachtung, dass bei den Tunicaten ein grosser Theil des Darmkanals (im Schwanzabschnitte) rückgebildet wird, halten Van Beneden und Julin den Enddarm und die Afteröffnung der Tunicaten für eine Neuerwerbung im Bereiche der Tunicaten, welche den gleichnamigen Gebilden von Amphioxus nicht homolog ist. Sie finden das Homologon des Enddarmes der Tunicaten in dem als „kolbenförmige Drüse“ bezeichneten Organ von Amphioxus, welches dem ersten Rumpfmetamer angehört (vgl. unten pag. 1441) und sich in der Nähe des Mundes nach aussen öffnet. Demzufolge entspricht der ganze präcaudale Körperabschnitt der Ascidienlarven nur einer sehr kleinen vordersten Körperparthie von Amphioxus, nämlich der vordersten cephalischen Parthie + erstem Rumpfsegment. Diese Ansicht führt die genannten Autoren in weiterer Consequenz dazu, die stricte Homologie des Endostyls mit der Hypobranchialrinne von Amphioxus in Abrede zu stellen. Da jedoch auch bei den Cephalochorda und den Vertebraten die Afteröffnung offenbar eine secundäre Verlagerung nach vorne erfahren

hat und der caudale Darmabschnitt der Rückbildung unterliegt, so scheint uns kein zwingender Grund dafür vorhanden, an der Homologie des Enddarms im Bereich sämmtlicher Chordata zu zweifeln und den vorderen Körperabschnitt der Tunicatenlarven als durch Verschmelzung aus einer grösseren Anzahl von Rumpfmetameren hervorgegangen zu denken.

Wir haben bereits oben (pag. 1293) erwähnt, dass Van Beneden und Julin die Homologie der Kiemenspalten und der Peribranchialsäcke bei den Tunicaten und den übrigen Chordaten in Abrede stellen. Nur die beiden zuerst gebildeten Kiemenspalten der Tunicaten sind wirklich als echte Kiemenspalten zu betrachten. Es gründet sich diese Auffassung darauf, dass die genannten Autoren für die Ausbildung der Peribranchialsäcke dem Entoderm einen beträchtlichen Antheil zuschreiben. Ebenso zweifeln Van Beneden und Julin an der Homologie des Herzens der Tunicaten und der Vertebraten. Ueber diese letztere Ansicht, welche allerdings durch den Mangel des Herzens bei Amphioxus eine wesentliche Stütze erhält, werden wir uns erst ein Urtheil bilden können, wenn die Entstehungsweise des Herzens bei den Tunicaten völlig sichergestellt erscheint. Während Seeliger, sowie Van Beneden und Julin das Pericardialsäckchen bei den Ascidienlarven vom Entoderm herleiten, sind die meisten übrigen Angaben geeignet, uns die mesodermale Entstehung dieses Säckchens wahrscheinlich zu machen. Immerhin werden wir uns stets vor Augen halten müssen, dass ein eigentliches Endocard in dem Herzen der Tunicaten vollständig fehlt.

Der von vielen neueren Forschern (Balfour, Van Beneden und Julin, Hatschek) getheilten Auffassung, dass die Tunicaten und die Cephalochorda, denen sich die Vertebraten anschliessen, getrennte Stämme des Chordatentypus repräsentiren, welche nur an ihrer Wurzel zusammenhängen, steht die Anschauung von Dohrn (No. 15—19) gegenüber, welcher die Tunicaten als degenerirte Fische betrachtet. Die Cyclostomen und Amphioxus sollen uns die einzelnen Etappen in der Reihe jener Rückbildungsvorgänge markiren, durch welche die Organisation der Tunicaten von der der Fische abzuleiten sei. Im Speciellen stützt sich diese Auffassung hauptsächlich auf den von Dohrn versuchten Nachweis, dass die Hypobranchialrinne (Endostyl), sowie die sogenannten Flimmerbögen der Tunicaten, deren Homologon von Schneider bei Ammocoetes aufgefunden worden war, als umgewandelte Kiemenspalten zu betrachten seien, und zwar sollte die Thyreoidea, deren Homologie mit der Hypobranchialrinne bereits W. Müller ausgesprochen hatte, einer zwischen Spritzlochspalte und erster Kiemenspalte gelegenen Kiementasche entsprechen, während der Flimmerbogen das Homologon der Spritzlochspalte (Pseudobranchie der Teleostier) darstellen sollte. Der Endostyl und der Flimmerbogen würden uns demnach bei den Tunicaten in secundär veränderter Gestalt entgegentreten. Diese Ansicht stützt sich besonders auf Beobachtungen der Entwicklung der homologen Bildungen bei Ammocoetes.

Wenn uns auch die Ansichten von Dohrn zu weit zu gehen scheinen, insofern wir nicht geneigt sind, directe genetische Beziehungen zwischen den Fischen und Ascidien anzunehmen, vielmehr beide Gruppen als selbständige Zweige von einer gemeinsamen, ursprünglicheren Stammform (Protochordata) herleiten möchten, so liegt ihnen doch die unserer An-

sicht nach ganz richtige Ueberzeugung zu Grunde, dass die Tunicaten nicht dazu verwendet werden können, um in unserer Auffassung die Kluft, welche zwischen den Chordaten und den übrigen Stämmen des Thierreichs besteht, zu überbrücken. In diesem Sinne hatten sich besonders Haeckel und Gegenbaur ausgesprochen. Die hypothetische Ausgangsform der Tunicaten stellt sich uns dar als ein fertiger vollendeter Chordonier mit allen Merkmalen, die wir diesem Typus im Allgemeinen zuzuschreiben haben. Es finden sich weder in der Anatomie, noch in der Entwicklungsgeschichte der Tunicaten Züge, welche sich direct an irgend einen Stamm der Wirbellosen anschliessen lassen. Die Tunicaten erscheinen uns mit den Wirbellosen nicht näher verwandt, als Amphioxus oder die Vertebraten. Was uns an den Tunicaten besonders auffällig ist, nämlich der Mangel der Segmentirung, das Fehlen des Cöloms und der Nephridien, das Vorkommen ungeschlechtlicher Fortpflanzung — das sind alles Merkmale, welche wir nicht als ursprüngliche betrachten dürfen. Es sind Neuerwerbungen im Anschlusse an die festsitzende Lebensweise. In welcher Weise wir uns den Urchordonier (die gemeinsame, hypothetische Stammform der Tunicaten, Cephalochorda und Vertebraten) zu reconstruiren haben, das kann sich nur aus einer genauen Vergleichung der Entwicklungsgeschichte und Anatomie aller dieser drei Gruppen ergeben, wobei nach unserer Ueberzeugung auf Amphioxus das Hauptgewicht zu legen sein dürfte. Eine solche Reconstruction wird derzeit erschwert, ja fast unmöglich gemacht durch den Umstand, dass unsere Kenntnisse bisher noch zu lückenhaft sind, um eine exacte Feststellung der Homologien der einzelnen Organe in den drei Gruppen der Chordaten zu gestatten. Es sei z. B. darauf hingewiesen, dass unsere Kenntnisse über die Entstehung der Peribranchialräume bei den Tunicaten bisher noch nicht zum Abschlusse gelangt sind. Aehnlich steht es mit der Frage der Homologie der Flimmergrube der Tunicaten mit der Hypophysis cerebri und Anderem.

In welcher Weise sich die hypothetischen Urchordaten an die übrigen Stämme des Thierreichs anschliessen — diese Frage scheint uns, wie wir bei den Cephalochorda genauer erörtern werden, derzeit noch vollständig in Dunkel gehüllt.

Litteratur.

Appendicularien.

1. **Fol, H.** *Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. d. Physique et d'Hist. Nat. Genève. Tom. 21. 1872.*
2. **Langerhans, P.** *Ueber Madeiras Appendicularien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 34. Bd 1880.*
3. **Lankester, E. Ray.** *The Vertebration of the Tail of Appendiculariae. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 22. 1882.*
4. **Lee, A. B.** *Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires Rec. Zool. Suisse. Vol. 1. 1884.*
5. **Moss, E. L.** *On the anatomy of the genus Appendicularia etc. Trans. Linn. Society London. Vol. 27. 1871.*

Embryonalentwicklung der Ascidien und Ascidien im Allgemeinen.

6. **Baer, K. E. v.** *Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. 19. 1873.*

7. **Beneden, Ed. van et Julin, Ch.** *Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Arch. Biol. Tome. 5. 1884.*

8. **Beneden, Ed. van et Julin, Ch.** *La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. d. Biolog. Tome 5. 1884.*

9. **Beneden, E. van et Julin, Ch.** *Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Phallusia scabroides n. sp.). Arch. Biol. Tom. 5. 1885.*

10. **Beneden, E. van et Julin, Ch.** *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. Tom. 6. 1887.*

11. **Beneden, P. J. van.** *Recherches sur l'embryogénie, l'Anat. et la Physiol. des Ascidies simples. Mém. Acad. Roy. Belgique. Tom. XX. 1846.*

12. **Chabry, L.** *La segmentation des Ascidies simples. Journ. Anat. Phys. Paris. 20. Ann. 1884.*

13. **Chabry, L.** *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. Anat. Phys. Paris. Tom. 23. 1887.*

14. **Davidoff, M. v.** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva D. V. I. und II. Theil. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 9. Bd. 1889—1891.*

15. **Dohrn, A.** *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig. 1875.*

16. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten. Mittheilungen Zool. Station Neapel. 6. Bd. 1886.*

17. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. Die unpaare Flosse in ihrer Bedeutung für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon. Mittheil. Zool. Station. Neapel. 6. Bd. 1886.*

18. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Mittheil. Zool. Station. Neapel. 7. Bd. 1886—1887.*

19. **Dohrn, A.** *Studien etc. XIII. Ueber Nerven und Gefässe bei Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 8. Bd. 1888.*

20. **Flemming, W.** *Das Ei von Ascidia canina. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft auf der III. Versammlung in Berlin 1889. Anat. Anz. 4. Bd. 1889. Ergänzungsheft.*

21. **Fol, H.** *Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Receuil Zool. Suisse. Vol. 1. 1884 und „Remarques etc." ibid.*

21*a*. **Garstang, W.** *On the development of the Stigmata in Ascidians. Proc. Roy. Soc. London. 51. Bd. 1892.*

22. **Giard, A.** *Études critiques des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.*

23. **Giard, A.** *Sur l'embryogénie des Ascidies du genre Lithonephria. Compt. Rend. Tom. 92. 1881.*

24. **Herdmann, W. A.** *Report on the Tunicata. Challenger Reports. Part. I. Vol. 6. 1882. Part. II. Vol. 14. 1886. Part. III. Vol. 27. 1888.*

25. **Hertwig, O.** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jen. Zeitschr. 7. Bd. 1873.*

26. **Julin, Ch.** *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. Arch. Biol. Tom. 2. 1881.*

27. **Julin, C.** *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. II. Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent chez Ascidia compressa et Phallusia mamillata. Arch. Biol. Tom. 2. 1881.*

28. **Kingsley, J. S.** *Some points in the development of Molgula Manhattensis. Proc. Boston Soc. N. H. Vol. 21. 1883.*

29. **Kowalevsky, A.** *Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. 10. 1866.*

30. **Kowalevsky, A.** *Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.*

31. Kowalevsky, A. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane. Biol. Centralbl. 9. Bd. 1889.*

32. Kowalevsky, A. *Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg (7). 38. Bd. 1892.*

33. Krohn, A. *Ueber die Entwicklung der Ascidien. Müller's Archiv. 1852.*

34. Kupffer, C. *Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Arch. f. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870.*

35. Kupffer, C. *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. Mikrosk. Anat. 8. Bd. 1872.*

36. Lacaze-Duthiers, H. de. *Les Ascidies simples des côtes de France. (Entwicklung von Molgula.) Arch. Zool. Expér. 3. Vol. 1874.*

37. Lahille, F. *Sur le développement typique du sytème nerveux central des Tuniciers. Compt. Rend. Tome 103. 1887.*

38. Lahille, F. *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse. 1890.*

39. Maurice, Ch. et Schulgin. *Embryogénie de l'Amaroccium proliferum (Ascidie composée). Ann. Sc. Nat. (6). Tom. 17. 1884.*

40. Maurice, Ch. *Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum, n. sp.). Arch. Biol. Tom. 8. 1888.*

41. Metschnikoff, E. *Observations sur le développement de quelques animaux (Botryllus und einfache Ascidien). Bull. Acad. St. Pétersbourg. Vol. 13. 1869.*

42. Metschnikoff, E. *Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 22. Bd. 1872.*

43. Metschnikoff, E. *Vergl. embryologische Studien. 3) Ueber die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 37. Bd. 1882.*

44. Metschnikoff, E. *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. Zool. Inst. Wien. 5. Bd. 1884.*

45. Milne-Edwards, H. *Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mém. Instit. Tom. 18. 1842.*

46. Morgan, T. H. *The Origin of the Test-cells of Ascidians. Journ. of. Morph. Vol. 4. 1891.*

47. Roule, L. *Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. Zool. Suisse. Tom. 2. 1885.*

48. Sabatier, Ad. *Recherches sur l'oeuf des Ascidiens Revue. Sc. N. Montpellier. Vol. 11. 1883.*

49. Salensky, W. *Ueber die Thätigkeit der Kalymmocyten bei der Entwicklung der Ascidien. Festschrift für Leuckart. Leipzig. 1892.*

50. Seeliger, Osw. *Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885.*

51. Semper, C. *Ueber die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. Arb. Zool. Institut Würzburg. 2. Bd. 1875.*

52. Sheldon, L. *Note on the ciliated Pit of Ascidians and its Relations to the Nerve-ganglion and the so-called Hypophysial Gland etc. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 28. 1887.*

53. Ussow, M. *Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. für Naturgesch. 41. Jg. 1875.*

54. Willey, A. *On the Development of the Hypophysis in the Ascidians. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

54a. Willey, A. *Studies on the Protochordata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). 34. Bd. 1893.*

Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Ascidien.

55. Ganin, M. *Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 20. Bd. 1870.*

56. Ganin, M. *Beobachtungen über die Entwicklung von Didemnum und Botryllus. Progr. Univ. Warschau. 1870. (Russisch.)*

57. Giard, A. *Recherches sur les Synascidies. Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.*

58. Giard, Alfr. *Sur le bourgeonnement des larves d'Astellium spongiforme Gd. et sur la Poecilogénie chez les Ascidies. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 112. 1891.*

59. **Hjort, J.** *Zum Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

60. **Kowalevsky, A.** *Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri. Revue des Sciences Naturelles. Montpellier. 1874.*

61. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Knospung der Ascidien. Arch. f. Mikr. Anat. 10. Bd. 1874.*

62. **Krohn, A.** *Ueber die Fortpflanzungsverhältnisse der Botrylliden. Arch. f. Naturg. 35. Bd. 1869.*

63. **Krohn, A.** *Ueber die früheste Bildung der Botryllenstöcke. Arch. f. Naturgesch. 35. Bd. 1869.*

64. **Jourdain, S.** *Sur les Ascidies composées de la tribu des Diplosomidae. Compt. Rend. Tom. 100. 1885.*

64*a*. **Oka, A.** *Ueber die Knospung der Botrylliden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 54. Bd. 1892.*

64*b*. **Oka, A.** *Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. Biolog. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

65. **Pizon, A.** *Sur la blastogénèse chez les Botryllides. Bull. Soc. Philom. Paris (8). T. 3. 1891—92.*

66. **Seeliger, O.** *Zur Entwicklung der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitzungsber. Acad. Wien. 85. Bd. 1882.*

67. **Uljanin, B.** *Bemerkungen über die Synascidiengattung Distaplia D. V. Zool. Anzeig. 8. Jg. 1885.*

68. **Della Valle, A.** *Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli. Mem. Acc. Lincei (3). Vol. 10. 1881.*

69. **Della Valle, A.** *Sur le bourgeonnement des Didemnides et Botryllides et sur le type entérocoelien des Ascidies. Arch. Ital. Biol. Tom. 3. 1883.*

70. **Della Valle, A.** *Sul ringiovanimento delle colonie de Diazona violacea. Sav. Com. prelim. Arch. Ital. Biol. Vol. 5. 1884.*

Pyrosomen.

71. **Kowalevsky, A.** *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. Arch. Mikr. Anat. 11. Bd. 1875.*

72. **Huxley, Th. H.** *Anatomy and development of Pyrosoma. Linnean Transact. Vol. 23. 1860.*

73. **Joliet, L.** *Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum etc. Paris. 1888.*

74. **Salensky, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. 4. Bd. 1891 und 5. Bd. 1892.*

75. **Seeliger, O.** *Bemerkungen zu Herrn Prof. Salensky's „Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Bd. V.“ Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

76. **Seeliger, O.** *Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 23. Bd. 1889.*

76*a*. **Seeliger, O.** *Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken. Festschrift für Leuckart. Leipzig. 1892.*

Doliolidae.

77. **Barrois, J.** *Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. Anat. Phys. Paris. 21. Ann. 1885.*

78. **Gegenbaur, C.** *Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum nebst Bemerkungen über die Larven dieser Thiere. Zeitschr. für Wiss. Zool. 7. Bd. 1856.*

79. **Grobben, C.** *Doliolum und sein Generationswechsel. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1882.*

80. **Huxley, Th. H.** *Remarks upon Appendicularia and Doliolum. Phil. Transact. 1851.*

81. **Keferstein und Ehlers.** *Zoologische Beiträge. Leipzig. 1861.*

82. **Korotneff, Al. de.** *La Dolchinia mirabilis. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1891.*

83. **Korotneff, A.** *Die Knospung der Anchinia. Ztschr. f. Wiss. Zool. 40. Bd. 1884.*

84. **Kowalevsky, A. et Barrois, J.** *Matériaux pour servir a l'histoire de l'Anchinie. Journ. Anat. Phys. Paris. Tome 19. 1883.*

85. **Krohn, A.** *Ueber die Gattung Doliolum und ihre Arten. Arch. f. Naturg. 18. Bd. 1852.*

86. **Uljanin, B.** *Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel in: Fauna und Flora von Neapel. 10. Monogr. 1884.*

Salpen.

87. **Barrois, J.** *Mémoire sur les membranes embryonnaires des Salpes. Journ. Anat. Phys. 17. Ann. 1881.*

88. **Brooks, W. K.** *On the development of Salpa. Bull. Mus. Comp. Anat. Harv. Coll. Cambridge. 3. Bd. 1871—1876. Vgl. Archiv für Naturg. 42. Bd. 1876.*

89. **Brooks, W. K.** *The origin of the eggs of Salpa. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. 2. 1882.*

90. **Brooks, W. K.** *Chamisso and the discovery of alternation of generations. Zool. Anz. 5. Jg. 1882.*

91. **Brooks, W. K.** *Is Salpa an example of alternation of Generations? Nature Vol. 30. 1884.*

92. **Brooks, W. K.** *The anatomy and development of the Salpa-chain. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3. 1886.*

93. **Brooks, W. K.** *On the Relationship between Salpa and Pyrosoma. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 9. 1890.*

94. **Bütschli, O.** *Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen. Zool. Anz. 15. Jg. 1892.*

94*a*. **Göppert, E.** *Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. Morph. Jahrb. 19. Bd. 1892.*

95. **Huxley, Th. H.** *Observations on the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Phil. Trans. 1851.*

96. **Kowalevsky, A.** *Beitrag zur Entwicklung der Tunicaten. Nachr. kgl. Gesellsch. Wissensch. Göttingen. 1868.*

97. **Krohn, A.** *Observations sur la génération et le development des Biphores. Ann. Sc. Nat. (3). T. 6. 1846.*

98. **Leuckart, R.** *Salpa und Verwandte. Zool. Untersuchungen. Heft II. Giessen. 1854.*

99. **M. Metcalf, M.** *The Anatomy and Development of the Eyes and Subneural Gland in Salpa. John Hopkins Univ. Circ. No. 97. 1892.*

99*a*. **M. Metcalf, M.** *On the eyes, subneural gland and central nervous system in Salpa. Zool. Anz. 16. Jg. 1893.*

100. **Salensky, W.** *Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 27. Bd. 1876.*

101. **Salensky, W.** *Ueber die Knospung der Salpen. Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.*

102. **Salensky, W.** *Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 30. Bd. Suppl. 1878.*

103. **Salensky, W.** *Folliculäre Knospung der Salpen und die Polyembryonie der Pflanzen. Biol. Centr. 5. Bd. 1885.*

104. **Salensky, W.** *Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 4. Bd. 1883. 2 Theile.*

105. **Seeliger, Osw.** *Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. für Naturw. 19. Bd. 1886.*

106. **Seeliger, O.** *Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 22. Bd. 1888.*

107. **Todaro, Fr.** *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma. 1875. Atti R. Accad. Lincei (2). Tom. 2.*

108. **Todaro, Fr.** *Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe. Trans. Real. Accad. Lincei. Vol. 4. 1880.*

109. **Todaro, F.** *Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe. 2da communic. preliminare. Transunti Accad. Lincei. Vol. 6. 1882. (Traduz: Arch. Ital. Biol. Tom. 2. 1882.)*

110. **Todaro, F.** *Sui primi fenomeni nello sviluppo delle Salpe. 3a Comm. prelim. Atti Accad. Linc. Trans. Vol. 7. 1883. (Traduz: Arch. Ital. Biol. Tom. 3. 1883.)*

111. **Todaro, F.** *Sopra i canali e le fessure branchiali delle Salpe. Atti Accad. Lincei. Trans. Vol. 8. 1884.*

112. **Todaro, F.** *Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe. Atti Accad. Lincei Mem. (4). Vol. 1. 1886.*

113. **Todaro, F.** *Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. Rend. Accad. Lincei (4). Vol. 4. 1889. (Uebers. in: Arch. Ital. Biol. Tom. 11. 1889.)*

XXXVI. Capitel.

CEPHALOCHORDA.

(Amphioxus.)

Während die älteren Angaben über die Amphioxus-Entwicklung von Max Schultze (No. 18) sowie Leuckart und Pagenstecher (No. 15) sich nur auf einige ältere Larvenstadien bezogen, wurde unsere Kenntniss der Ontogenie dieser Form hauptsächlich durch Kowalevsky (No. 10 und 11) begründet und durch Hatschek (No. 4—8) erweitert. Ueber die Metamorphose haben neuerdings Ray Lankester und Willey (No. 13) sowie Willey allein (No. 23) Mittheilungen gemacht. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane wurde von Boveri (No. 3) untersucht. Von letzterem Forscher (No. 2) sowie von Spengel (No. 19), Ray Lankester (No. 12) und Van Wijhe liegen auch neuere Mittheilungen über die Anatomie der ausgebildeten Form vor, auf welche wir uns zu beziehen haben werden.

Eiablage, Furchung, Gastrulation.

Die reifen Genitalproducte von Amphioxus gelangen aus den Genitalkammern durch Dehiscenz der Wand in den Peribranchialraum, von hier durch die Kiemenspalten in das Innere des Kiemendarms, und werden durch die Mundöffnung ausgeworfen (Kowalevsky, Hatschek). Nach Ray Lankester und Willey dagegen sollen sie in den meisten Fällen durch den Atrioporus nach aussen entleert werden. Die Befruchtung findet im umgebenden Wasser statt. Die frisch abgelegten Eier sind von einer anfangs nur wenig abstehenden Dottermembran umgeben, welche sich jedoch bald unter Einwirkung des Seewassers von dem Eie immer mehr abhebt. Eine Mikropyle ist nicht vorhanden. Die Spermatozoen durchdringen diese elastische Membran, um zum Ei zu gelangen.

Die ersten Entwicklungsstadien stimmen mit denen der Ascidien sehr überein. Die Furchung ist eine totale und annähernd äquale (adäqualer Typus nach Hatschek). Die erste Furche ist eine Meridionalfurche, welche anfangs vom animalen Pole her etwas tiefer einschneidet und das Ei in zwei vollkommen gleiche Hälften trennt (Fig. 866 *B*). Die zweite Furche, ebenfalls eine Meridionalfurche, auf die erste senkrecht gestellt, führt zur Entstehung von vier gleichgrossen Blastomeren, welche in der Mitte zwischen sich einen nach oben und unten offenen Raum, die Furchungshöhle, frei lassen (Fig. 866 *C* und *D*). Das achtzellige Stadium (Fig. 866 *E*) wird erreicht durch das Auftreten einer Aequatorialfurche, welche dem animalen Pole etwas näher liegt, als dem vegetativen, wodurch die erste Differenz zwischen den Blastomeren der vegetativen und der animalen

Hälfte erzeugt wird. Der Embryo besteht aus einem Kranz von vier kleineren, dem animalen Pole genäherten Blastomeren, und einem zweiten Kranze von vier grösseren Blastomeren, welche der vegetativen Hälfte angehören. Indem diese acht Furchungskugeln durch weitere Meridionalfurchen sich theilen, wird das 16zellige Stadium erreicht, welches aus einem Kranze von acht kleineren und einem von acht grösseren Blastomeren besteht (Fig. 866 *F*).

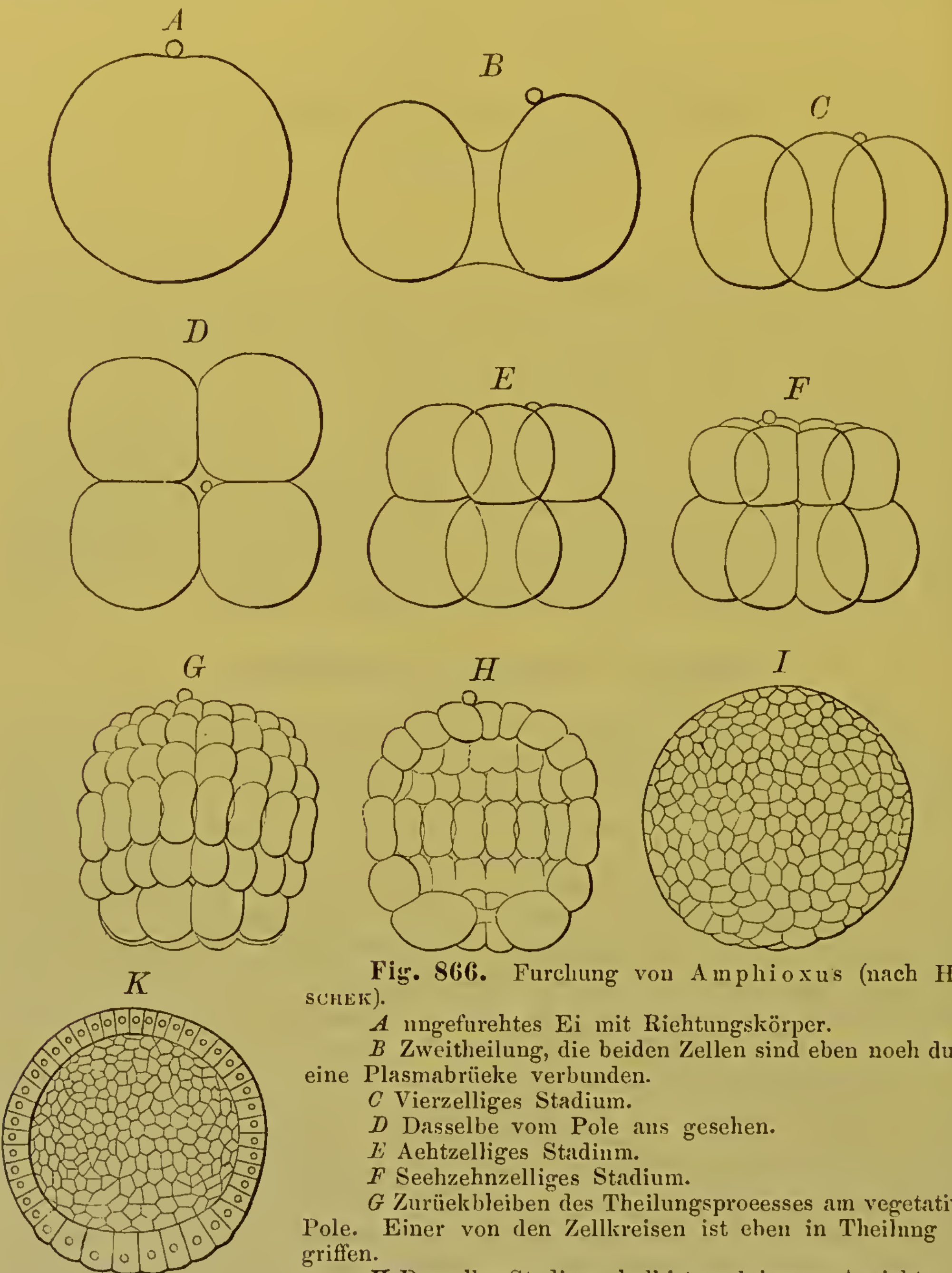


Fig. 866. Furchung von Amphioxus (nach HATSCHEK).

A ungefurchtes Ei mit Richtungskörper.

B Zweitheilung, die beiden Zellen sind eben noch durch eine Plasmabrücke verbunden.

C Vierzelliges Stadium.

D Dasselbe vom Pole aus gesehen.

E Achtzelliges Stadium.

F Sechzehnzelliges Stadium.

G Zurückbleiben des Theilungsprocesses am vegetativen Pole. Einer von den Zellkreisen ist eben in Theilung begriffen.

H Dasselbe Stadium, halbirt und innere Ansicht.

I Blastula, von der Fläche gesehen.

K Dieselbe, halbirt und von innen gesehen.

Schon in diesem sechzehnzelligen Stadium machen sich nach WILSON (No. 23 *a*) gewisse individuelle Differenzen geltend, welche den weiteren

Furchungsablauf beeinflussen. Das von HATSCHEK geschilderte, reguläre Stadium, in welchem die acht Zellen des oberen Kranzes den acht des unteren Kranzes regelmässig aufsitzen, wird nach WILSON verhältnissmässig selten beobachtet. Manchmal erscheinen die Blastomeren des oberen Kranzes gegen die des unteren spiralig verschoben, wie dies bei Anneliden und Mollusken zu beobachten ist. In den häufigsten Fällen ist jedoch im sechzehnzelligen Stadium bereits eine bilateral-symmetrische (oder richtiger gesagt: zweistrahlige) Anordnung der Blastomeren zu erkennen, indem die acht Zellen der vegetativen Hälfte sich in vier grössere und vier kleinere trennen. Die vier grösseren umgeben den vegetativen Pol in regelmässiger Anordnung, während die vier kleineren Zellen sich in zwei Paaren symmetrisch zur Medianebene gelagert anordnen. Diese Medianebene soll nach WILSON der ersten Furchungsebene entsprechen. Eine ganz übereinstimmende Anordnung der Blastomeren weist das sechzehnzellige Stadium der Ascidien auf.

Das 32zellige Stadium entsteht nach HATSCHEK durch das Auftreten von weiteren Aequatorialfurchen. Es besteht aus vier übereinander gelagerten Kreisen von je acht Zellen. Die erweiterte Furchungshöhle, welche bisher am animalen und vegetativen Pole geöffnet war, beginnt sich nun

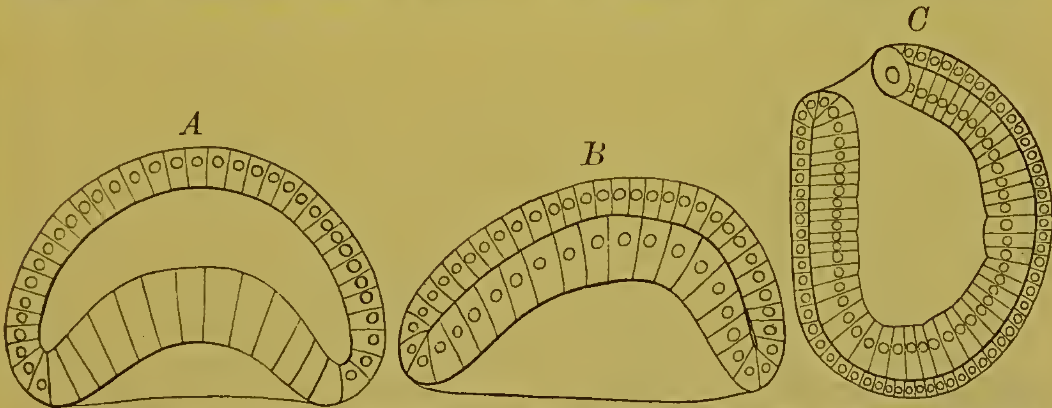


Fig. 867. Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien von Amphioxus (nach HATSCHEK).
A Während der Invagination.
B Nach vollendeter Invagination, rechts Dorsalseite, links Ventralseite.
C Mit verengertem Gastrulamunde. Orientirung wie in B.

an diesen Stellen zu schliessen. Im weiteren Furchungsablauf theilen sich zunächst die Kreise der kleineren Blastomeren, während ein Kranz von acht grösseren Furchungskugeln, welche den vegetativen Pol umgeben, länger erhalten bleibt (Fig. 866 *G*). Indem in späteren Stadien die regelmässige Anordnung der Blastomeren in Kreisen verwischt wird, und die Zellen sich epithelartig aneinanderschliessen, wird das Blastulastadium (Fig. 866 *I*, *K*) erreicht, welches anfangs nach der Richtung der Hauptaxe gestreckt ist und dessen Wand in der vegetativen Hälfte, oder genauer gesagt: im Bereiche des hinteren Drittels, aus etwas grösseren, an Dotterkörnchen reicheren Zellen zusammengesetzt ist. Diese repräsentiren den Entodermabschnitt des Embryos. In ihrem Bereiche macht sich zunächst eine Abflachung geltend, welche bald in eine Einstülpung (Fig. 867 *A*) übergeht, wodurch das anfangs regelmässig mützenförmig gestaltete Gastrulastadium erreicht wird. Durch die Einstülpung wird die Furchungshöhle eingeengt und schliesslich vollständig verdrängt, so dass die beiden primären Keimblätter einander dicht berühren (Fig. 867 *B*).

Das Gastrulastadium erleidet nun zunächst gewisse Umwandlungen, durch welche die bilaterale Symmetrie, die nach WILSON schon an den

Furchungsstadien zu erkennen ist, deutlicher zum Ausdrucke kommt, während gleichzeitig der Embryo sich nach seiner späteren definitiven Längsaxe orientirt. Das anfängliche, flach mützenförmige Gastrulastadium ist noch nach der primären Hauptaxe orientirt. Der Scheitel der Wölbung entspricht dem animalen Pol, während der vegetative Pol in die Mitte der anfangs kreisförmigen Einstülpungsöffnung zu verlegen ist. Letztere wird bald oval, wodurch die Symmetriebene sich kennzeichnet. Profilansichten dieser späteren Stadien (Fig. 867 *B*) lassen eine Stelle schärferer Biegung erkennen, welche nicht mit dem animalen Pole zusammenfällt, sondern etwas excentrisch gelagert ist. Dieselbe entspricht dem Vorderende der definitiven Hauptaxe, während das Hinterende derselben mit dem hinteren Rande des Blastoporus zusammenfällt. Die definitive Hauptaxe ist sonach zur primären Axe in einem spitzen Winkel geneigt. Der Blastoporus hat eine Verlagerung nach der Dorsalseite des Embryos erfahren. Er verkleinert sich nun allmählich, und zwar hauptsächlich durch ein Vorrücken jener dorsalen Umschlagsstelle, an welcher Ectoderm und Entoderm in einander übergehen. Der hintere (ventrale) Rand des Blastoporus dagegen bleibt während der Verengerung desselben mehr stationär. Er ist stets durch zwei symmetrisch zur Medianebene gelegene, grössere Entodermzellen gekennzeichnet (Fig. 867 *C*), welche Hatschek als Polzellen des Mesoderms in Anspruch nimmt. Schliesslich weist der Embryo eine mehr langgestreckte Form auf. Die Ventralfläche zeichnet sich durch grössere Wölbung, die Dorsalseite, welche ursprünglich von dem Blastoporus eingenommen war, durch eine deutliche Abflachung aus. Das hintere Ende der Dorsalseite ist von dem nun bereits sehr verkleinerten Rest des Blastoporus eingenommen (Fig. 867 *C*). Schon in diesen Stadien bedeckt sich die äussere Oberfläche des Embryos mit kurzen Geisseln, vermittelst welcher rotirende Bewegungen innerhalb der Eihülle ausgeführt werden.

Hinsichtlich der Lage und der Verhältnisse der Schliessung des Blastoporus stimmt Amphioxus vollständig mit den Ascidien (vgl. oben pag. 1272) überein.

Wir sind in unserer Schilderung der Umwandlungen, welche das Gastrulastadium durchmacht, hauptsächlich Hatschek gefolgt. Eine etwas abweichende Darstellung derselben hat neuerdings Lwoff (No. 17) gegeben. Lwoff legt für die Schliessung des Gastrulamundes das Hauptgewicht auf das selbstständige Auswachsen des dorsalen Umschlagsrandes. (Es müsste auch auf das Vorrücken der Seitenränder des Blastoporus Gewicht gelegt werden, ein Punkt, den Lwoff nicht beachtet.) Bei diesem Auswachsen des dorsalen Umschlagsrandes sollen Ectodermelemente über diesen Umschlagsrand in das Innere der Gastrulahöhle gelangen und schliesslich die an der Dorsalseite gelegenen Entodermelemente verdrängen, so dass die Chorda und das Mesoderm ectodermalen Ursprungs wären. Von dem Vorhandensein der von Hatschek beobachteten Urzellen des Mesoderms, welche das Hinterende der Längsaxe des Embryos kennzeichnen, konnte sich Lwoff nicht überzeugen.

Ausbildung des Medullarrohres, der Ursegmente und der Chorda.

Die nächsten Entwicklungsstadien von Amphioxus sind mit einer stetig zunehmenden Längsstreckung des gesammten Körpers verbunden. Gleichzeitig senkt sich die Rückenfläche in ihrer medianen Parthie etwas ein (Fig. 868) und diese Einsenkung führt zur Ausbildung des Medullarrohres. Dasselbe bildet sich hier nicht, wie bei den Ascidien oder bei

vielen Wirbelthieren durch mediane Vereinigung zweier seitlicher Medullarfalten, sondern der Process ist hier einigermassen modificirt, wenngleich er sich von dem obigen Typus ableiten lässt. Wir könnten es als seitliche Ueberschiebung bezeichnen. Die Medullarplatte (Fig. 869 *A mp*) sinkt etwas in die Tiefe, und gleichzeitig wird die Continuität mit dem übrigen Ectoderm längs ihrer seitlichen Ränder gelöst. Das zu beiden Seiten gelegene Ectoderm (*h b*) schiebt sich nun über die Medullarplatte medianwärts und vereinigt sich daselbst, bevor die Medullarplatte sich zu einem Rohre eingekrümmt hat (Fig. 869 *B*). „Die Rückenrinne ist, obgleich von aussen vollständig bedeckt, innen — unter der Haut — noch offen" (Fig. 870). Erst später krümmt sich die Medullarplatte dorsalwärts ein und bildet, indem ihre seitlichen Ränder in der Medianlinie verwachsen, ein geschlossenes Rohr — das Medullarrohr (Fig. 871).

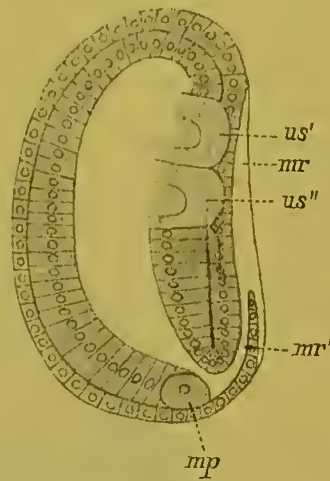


Fig. 868. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit der Anlage von zwei Ursegmenten (nach Hatschek).
mp Polzellen des Mesoderms, *mr* Medullarrinne, *mr'* Medullarrohr, *us'* erstes Ursegment, *us"* zweites Ursegment.

Die Vereinigung des Ectoderms über der Medullarplatte findet in der Richtung von hinten nach vorne statt. Sie tritt zunächst ganz hinten im Bereiche des Blastoporusrestes auf. Der Blastoporus wird hierdurch von einer Ectodermschicht überdeckt (Fig. 868). Er mündet sodann nicht nach aussen, sondern in den Neuralkanal, und diese lange erhalten bleibende Verbindung zwischen Darmrohr und Neuralrohr stellt den Neuro-Intestinalkanal dar.

Die Medullarplatte erstreckt sich nicht bis an das vorderste Ende des Embryos, sondern nur etwa bis an das Ende des vordersten Viertels desselben. An dieser Stelle, welche etwas vor dem vordern Rande des ersten Ursegmentes gelegen ist, bleibt das Medullarrohr durch eine anfangs

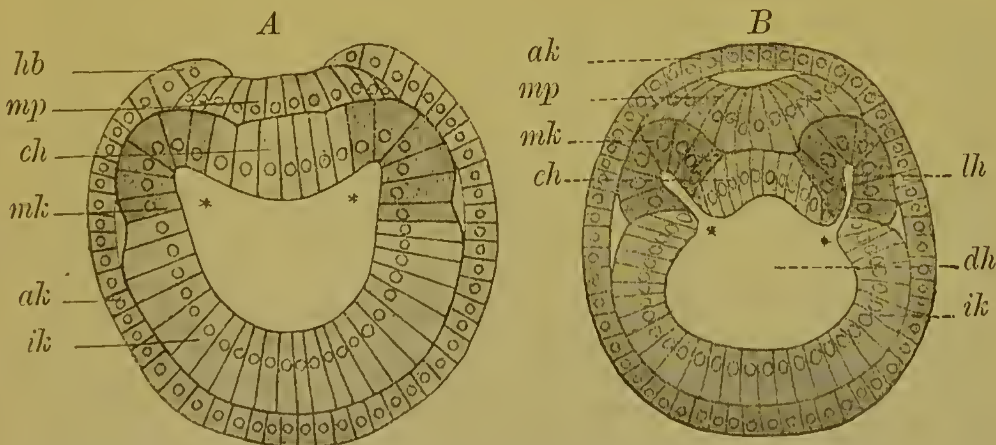


Fig. 869. *A* Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage des ersten Ursegmentes (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).
B Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit der Anlage von fünf Ursegmenten (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).
ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Urdarmhöhle, *hb* überwachsender Rand des Ectoderms, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegment, *mp* Medullarplatte.

weite, später sich allmählich verengende Mündung (Neuroporus) nach aussen geöffnet (Fig. 872 *A*, Fig. 873 *np*). Wie wir unten sehen werden, kommt der Neuroporus bei Amphioxus erst in ganz späten Stadien der Entwicklung zum Verschluss (Kupffer). Die Zellen des Medullarrohres tragen Geisseln, ebenso wie die Zellen des übrigen Ectoderms. Diese in das Lumen des Medullarrohres hineinragenden, langen, ausserordentlich feinen Geisseln sind nach hinten gerichtet.

Durch die Entwicklung des Medullarrohres wird im Bereich der dorsalen Wand des Entodermsackes die mittlere Parthie nach innen vorgebuchtet (Fig. 869 *A*). Dieser mittleren Einbuchtung entsprechen zwei seitliche dorsale Ausstülpungen des Entodermsackes (Fig. 869 *B*, *mk*). Diese paarigen Längsfalten, die sog. Mesodermfalten, bilden das Material, welches zum Mesoderm wird, und lassen sich nach hinten bis gegen die beiden Urmesodermzellen verfolgen, wenngleich diese hinterste Parthie der Mesodermfalten gegenüber den übrigen Theilen des Entodermsackes nur undeutlich abgegrenzt erscheint. Sehr bald macht sich im

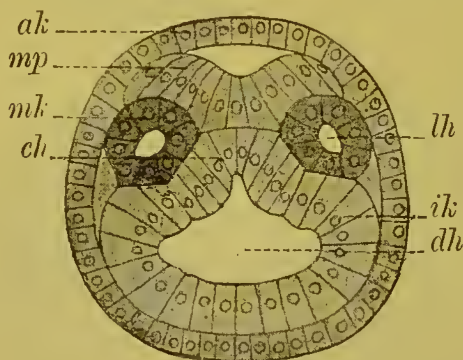


Fig. 870.

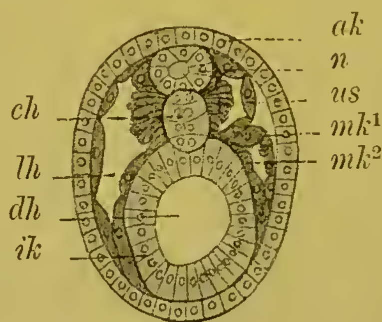


Fig. 871.

Fig. 870. Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohlausgebildeten Ursegmenten (nach Hatschek, aus O. Hertwig's Lehrbuch).

Fig. 871. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryos mit elf Ursegmenten. Der Schnitt hat links nur ein Ursegment, rechts dagegen zwei hinter einander folgende getroffen.

ak Ectoderm, *ch* Chordaanlage, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *lh* Leibeshöhle, *mk* Ursegmentanlagen, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Blatt des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *n* Neuralrohr, *us* Ursegment.

Bereiche des vordersten Abschnittes das Auftreten einer Segmentirung geltend, indem die Mesodermfalten durch quere Einbuchtungen in hinter einander folgende Stücke, Ursegmente (Fig. 868 *us'*, *us''*), zertheilt werden. Die Ausbildung der Ursegmente, welche ihrem Ursprunge nach als dorsale Urdarmdivertikel bezeichnet werden müssen, geht in der Reihenfolge von vorne nach hinten vor sich. So sehen wir in Fig. 868 zwei, in Fig. 872 fünf und in Fig. 873 neun Ursegmente zur deutlichen Sonderung gekommen. Im weiteren Verlaufe schnüren sich die Ursegmente vollständig von dem Entodermsacke ab und stellen dann allseitig geschlossene, paarige Säcke, die Cölomsäcke, dar (Fig. 870 *mk*). Die Bildung des Cöloms vollzieht sich demnach hier, wie bei Sagitta, Balanoglossus, sowie bei den Echinodermen und Brachiopoden, durch Abfaltung; die Cölomhöhle ist aus einem Theil der primären Urdarmhöhle hervorgegangen. Während die vorderen Ursegmente sich immer weiter entwickeln, werden hinten successive neue Ursegmente von dem continuirlichen, unsegmentirten Theil der Mesodermfalten abgetrennt.

Eine andere, als die hier nach KOWALEVSKY und HATSCHEK gegebene Darstellung der Bildung der Cölomsäcke wurde neuerdings durch LWOFF (No. 17) vertreten. Nach LWOFF hat die Ausbildung der beiden Mesodermfalten keinen directen Bezug zur Entstehung der Cölomsäcke, sondern resultirt nur mechanisch in Folge der zwischen denselben sich etablirenden Einsenkung des Medullarrohres. Die Ursegmente entstehen allerdings durch Abschnürung von diesen Falten, aber die in denselben befindliche Höhle verschwindet, während das definitive Cölom erst später durch Auseinanderweichen der Zellen des eine Zeitlang soliden Ursegmentes zu Stande kommt. Selbst wenn diese Beobachtungen von LWOFF sich bestätigen sollten, müsste man doch den Entwicklungsprocess der Ursegmente als eine Modification der Entstehung durch Abfaltung in dem oben angegebenen Sinne deuten.

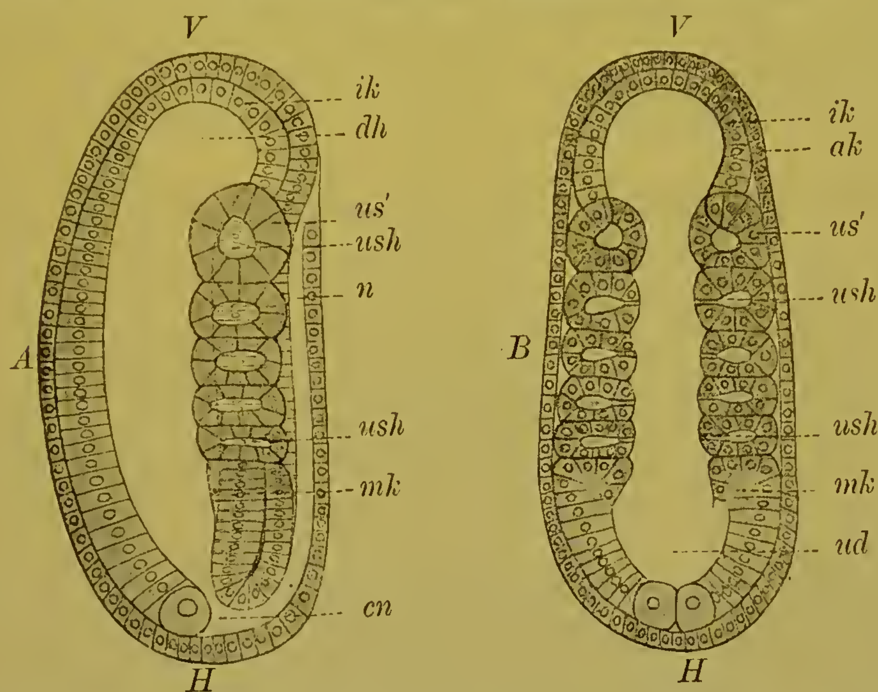


Fig. 872. Amphioxus-Embryo mit fünf Paar Ursegmenten (nach HATSCHEK, aus O. HERTWIG's Lehrbuch).

A Seitenansicht, *B* Ansicht von der Dorsalseite.

ak Ectoderm, *cn* Canalis neurentericus, *dh* Darmhöhle, *ik* Entoderm, *mk* Mesodermfalten, *n* Neuralrohr, *ud* Urdarm, *us'* erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle. *V* vorne, *H* hinten.

Die Chorda dorsalis entwickelt sich etwas später als die erste Anlage des Medullarrohres und der Ursegmente, und zwar durch eine Einfaltung desjenigen Theiles der dorsalen Wand des Entodermsackes, welcher sich zwischen den Mesodermfalten ausdehnt (Fig. 869 *ch*). Diese mediane, unter der Medullarplatte gelegene Entodermplatte krümmt sich zunächst dorsalwärts ein (Fig. 869 *B*) und wandelt sich später in eine Falte (Fig. 870) um, deren Lumen schliesslich nur mehr als Spalt zu erkennen ist. Später schwindet auch dieser, indem die in der Medianlinie aneinanderstossenden Zellen sich gegen einander einkeilen. Die Chordaanlage stellt dann nur mehr eine solide, strangförmige Verdickung der dorsalen Entodermwand dar, von welcher sie sich bald als selbstständiger Strang vollständig lostrennt (Fig. 871 *ch*). Inzwischen schieben sich die Zellen dieser Anlage derart gegen einander, dass zum Schlusse jede Zelle die ganze Quere der Chordaanlage durchsetzt.

Die Entwicklung der Chorda schreitet im Allgemeinen von vorne nach hinten fort. Sie tritt zunächst im Bereiche der Ursegmente auf. Erst später entwickelt sich der vorderste Abschnitt der Chorda, welcher sich über das erste Ursegment hinaus gegen das vordere Körperende erstreckt, und zwar nicht etwa durch ein selbstständiges Auswachsen der bereits entwickelten Anlage, sondern durch Abfaltung im Bereiche jenes vordersten Urdarmabschnittes, von welchem keine Ursegmente abgeschnürt wurden.

Es wird aber nicht die ganze zwischen den Mesodermfalten gelegene Entodermplatte zur Bildung der Chorda aufgebraucht, sondern nur deren medianer Theil, während die seitlich gelegenen Zellen nach Hatschek als dorsale Verschlussstücke des Darmkanals verwendet werden, dazu bestimmt, den durch die Abschnürung der Chorda und der Ursegmente entstehenden dorsalen Defect im Bereiche des Entodermsackes auszufüllen. Hinsichtlich dieses Punktes hat allerdings Lwoff (No. 17) sich nicht an Hatschek angeschlossen.

Weitere Entwicklungsprocesse bis zur Ausbildung des Mundes und der ersten Kiemenspalte.

Der Embryo verlässt sehr früh die Eihülle. Es geschieht dies gewöhnlich ungefähr in jenem Stadium, welches die Anlagen zweier Paare von Ursegmenten erkennen lässt (Fig. 868). Die jungen Larven schwimmen dann vermittelst der Bewegung ihrer Geisseln frei umher, und zwar in einer Weise, welche an die Bewegung der Larven vieler Wirbelloser erinnert. Der Körper bewegt sich nach vorne, unter gleichzeitigen Umdrehungen um seine Längsaxe. Die Bewegung ist also eine schraubenförmige.

Der Uebergang vom Embryonalleben zum Larvenleben ist bei Amphioxus ein sehr allmählicher. Erst in verhältnissmässig späten Stadien wird die Larve zur selbstständigen Nahrungsaufnahme befähigt. Bis dahin ernährt sie sich von den aus dem Ei überkommenen Nahrungsdotterpartikelchen, welche in Form von rundlichen Körnchen die Zellen sämmtlicher Gewebe des Embryos erfüllen, aber in den einzelnen Körperschichten nicht gleichzeitig zur Auflösung kommen. Am schnellsten verschwinden sie im äusseren Epithel, dann im Mesoderm, dann in der Medullarplatte, während sich im Entoderm die Dotterkörnchen am längsten erhalten.

Die ausgeschwärmten Larven steigen zunächst in den Aquarien an die Oberfläche des Wassers empor. Während der Metamorphose führt Amphioxus eine pelagische Lebensweise. Doch pflegen die Larven auch auf einer Seite liegend am Grunde zu ruhen. Die jungen Amphioxus vergraben sich nach vollendeter Metamorphose, wie die erwachsenen, in senkrechter Stellung (Willey) in den Sand, so dass bloss das vorderste Kopfende aus demselben hervorragt.

Der Embryo nimmt im Gastrulastadium eine ellipsoidische Gestalt an, an welcher die Rückenseite zunächst abgeflacht resp. eingebuchtet (Medullarrinne) erscheint (Fig. 867 *C*, 868). Später macht sich eine zunehmende Längsstreckung und gleichzeitig seitliche Compression des Embryos geltend (Fig. 873). Dadurch, dass sich das vordere Körperende schnauzenförmig verlängert, während das Hinterende durch das Auftreten

der Schwanzflosse ausgezeichnet wird, nähert sich die Gesammtgestalt des Körpers dem Fischtypus (Fig. 875, 877).

Die Zellen des **ectodermalen Epithels** werden im Allgemeinen bei der Vergrösserung des Körpers zu immer flacheren Geisselzellen umgewandelt. Nur im Bereiche des vorderen und hinteren Körperendes bleiben die Ectodermzellen höher. Die larvale (primäre) **Schwanzflosse** (Fig. 876, 877 *c*) entsteht nicht als Epithelfalte, sondern als einfache, kammförmige Epithelverdickung, indem die Ectodermzellen in ihrem Bereiche zu ausserordentlicher Höhe anwachsen.

Das **Medullarrohr** (Fig. 875 *mr*), in dessen Centralkanal man noch immer eine nach hinten gerichtete Flimmerung erkennt, zeigt an seinem vordersten Ende eine Anschwellung, im Bereiche welcher nicht bloss die Wände verdickt erscheinen, sondern auch der Centralkanal erweitert ist. Schon in sehr jungen Stadien kann man in der ventralen Wand des Medullarrohres im fünften Metamer einen Pigmentfleck erkennen (Fig. 875). Später tritt ein ähnlicher, als Augenfleck fungirender am Vorderende der Gehirnanschwellung auf (Fig. 876, 877). Auch das Hinterende des Medullarrohres erscheint erweitert (Fig. 875), und diese Anschwellung enthält das indifferente Material, welches bei dem fortschreitenden Wachsthum immer neue Parthien des Medullarrohres producirt. Dieses erweiterte Hinterende zeigt sich um das hintere Ende der Chorda ventralwärts herumgebogen. An dieser Stelle findet sich sodann die Communication mit dem Darmrohre (Canalis neurentericus, *cn* in Fig. 875).

An Querschnitten kann man das Medullarrohr als aus einer einfachen Zellschicht zusammengesetzt erkennen (Fig. 871 *n*). Die ersten erkennbaren Nervenfasern treten ventralwärts in den seitlichen Ecken, der Chorda anliegend, auf.

Die Anlage des **Mesoderms** besteht aus der Reihe der hinter einander folgenden **Ursegmente** (Fig. 873 *us'*, *us''*) und aus einem hintersten unsegmentirten Abschnitt, den **Mesodermfalten** (*mf*), welche (nach Hatschek) mit den Polzellen des Mesoderms abschliessen sollen (*mp*). Im Bereiche der Mesodermfalten communicirt das Cölom anfangs noch mit der Darmhöhle. Später jedoch schnüren sich auch die Mesodermfalten hier hinten vollständig von dem Entodermsacke ab, und da sich auch das Hinterende der Chordaanlage in ähnlicher Weise von dem Darmkanal emancipirt, so stellt in späteren Stadien der Canalis neurentericus eine einfache Communication zwischen dem ventralwärts gekrümmten Hinterende des Medullarrohrs und dem hintersten Ende des Darmcanals dar.

Schon in den Stadien mit acht Ursegmenten zeigen sich die ersten Andeutungen jener Asymmetrie, durch welche die spätere Gestaltung des Körpers beeinflusst erscheint. Es zeigt sich, dass die Ursegmente der rechten Körperseite etwas weiter nach hinten liegen, als die der linken. (Vgl. die ganz ausgezeichneten und die punktirten Segmentgrenzen in Fig. 874.) Diese asymmetrische Verschiebung der Ursegmente beträgt schliesslich die Ausdehnung eines halben Segmentes.

In dem Stadium mit neun Ursegmenten entsendet das vorderste Ursegment dorsalwärts zu den Seiten der Chordaanlage einen hohlen, nach vorne gerichteten Fortsatz (*m* in Fig. 873), welcher allmählich bis in die Spitze des Körpers nach vorne wächst. Dieser Kopffortsatz des Mesoderms liefert die Mesodermgebilde der vordersten Körperregion. Derselbe wird neuerdings von Hatschek (No. 8) als das Rudiment eines selbstständigen vordersten Ursegmentpaares gedeutet, so dass jenes Ursegment, welches

wir bisher als das erste bezeichnet haben, eigentlich als das zweite anzusprechen wäre.

Die Wände, welche die auf einander folgenden Ursegmente von einander trennen, die sog. Dissepimente, verlaufen anfangs geradlinig von der Rücken- zur Bauchseite (Fig. 872 *A*). Später krümmen sie sich nach hinten (Fig. 873), und schliesslich entwickelt sich die für Amphioxus charakteristische Knickung der Ursegmente in der Höhe der oberen Parthien der Chorda dorsalis (Fig. 874, 875).

Die Ursegmente liegen ursprünglich dorsal über dem Darmkanal (Fig. 870 *mk*). Später dehnen sie sich ventralwärts aus und umwachsen dabei den Darmkanal (Fig. 871). Dabei sind ursprünglich auch jene Theile des Cöloms, welche den Darmkanal umgeben, durch die ventrale Fortsetzung der Dissepimente in segmentale Abtheilungen zertheilt. Erst in jenen Stadien, in denen der Mund zum Durchbruche gelangt, werden die Dissepimente in ihrem ventralen Antheil rückgebildet, so dass dann der ventrale Theil des Cöloms, das von den Seitenplatten umschlossene Splanchnocöl die ganze Länge des Körpers als ein einheitlicher Raum durchsetzt. Die rechte Hälfte des Splanchnocöls steht mit der linken ventralwärts unterhalb des Darmkanals in offener Communication. Diese Vereinigung des ventralen Abschnittes der von beiden Seiten vorwachsenden Ursegmente wird nach Hatschek in der Weise angebahnt, dass sich zunächst ventralwärts zwischen Ectoderm und Darmkanal eine einfache Mesodermlamelle ausbreitet, welche die Ursegmente beiderseits verbindet. In dieser ventralen Mesodermlamelle tritt die Anlage des ersten erkennbaren Blutgefässes, der **Subintestinalvene**, auf. Dieselbe liegt später an der Ventralseite des Darmkanals, von der Splanchnopleura bedeckt. Die erste Anlage der Subintestinalvene lässt sich als ein heller Kanal vom hinteren Körperende nach vorne verfolgen (Fig. 875, 876 *sv*). Im Bereiche des zweiten Ursegmentes wird sie durch die in der ventralen Medianebene sich bildende erste Kiemenanlage nach der rechten Körperseite abgelenkt, wo sie in der Region der kolbenförmigen Drüse — wie es scheint — blind endigt. Ueber die erste Entwicklung dieses Gefässes sind wir noch im Unklaren. Kowalevsky leitete dasselbe auf frei in der Leibeshöhle liegende Zellen zurück, welche einen zunächst soliden, erst später sich aushöhlenden Strang bilden sollten.

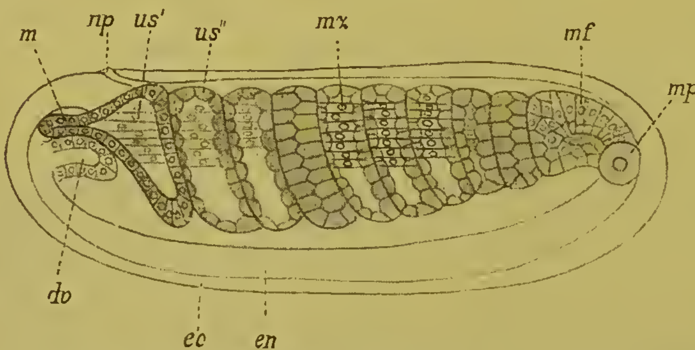


Fig. 873. Entwicklungsstadium von Amphioxus mit neun Ursegmenten (nach Hatschek). Im fünften bis siebenten Ursegmente sind die Muskelbildungszellen (*mz*) scharf eingezeichnet.

dv vorderes Entodermdivertikel, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *m* Kopffortsatz des ersten Ursegmentes, *mf* Mesodermfalten, *mp* Polzellen des Mesoderms, *mz* Muskelbildungszellen, *np* Neuroporus, *us'* erstes Ursegment, *us''* zweites Ursegment.

Bei der allmählichen Vergrösserung der Höhlen der Ursegmente werden die Zellen ihrer Wand immer mehr abgeplattet. Davon sind die der Chorda

dorsalis seitlich anliegenden Zellen ausgenommen, welche sich zu hohen, im Querschnitte kolbig erscheinenden Elementen umwandeln und die Anlage der **Seitenrumpfmuskel** darstellen (Fig. 871). Diese Zellen enthalten in ihrem kolbigen freien Ende den Zellkern, während sie in ihrem basalen, der Chorda zugewendeten Abschnitte je eine Muskelfibrille zur Abscheidung bringen. Jede dieser Muskelzellen durchsetzt die ganze Länge ihres Ursegments (Fig. 873 *mz*) und reiht sich an die entsprechenden der angrenzenden Ursegmente an. Die abgeschiedenen Muskelfibrillen dagegen ziehen continuirlich durch die auf einander folgenden Ursegmente. Es wird demnach jede Muskelfibrille von einer ganzen Reihe hinter einander gelegener Muskelzellen zur Abscheidung gebracht. An den Muskelfibrillen lässt sich frühzeitig Querstreifung nachweisen.

An der **Chorda** ist hauptsächlich das beträchtliche Auswachsen des Vorderendes zu erwähnen (Fig. 874, 875). Sie erstreckt sich nun bis in die vorderste Spitze des Körpers, ein Merkmal, durch welches sich Amphioxus sowohl von den Tunicaten als auch von den Vertebraten unterscheidet. Wir haben schon oben erwähnt, dass das hintere Ende der

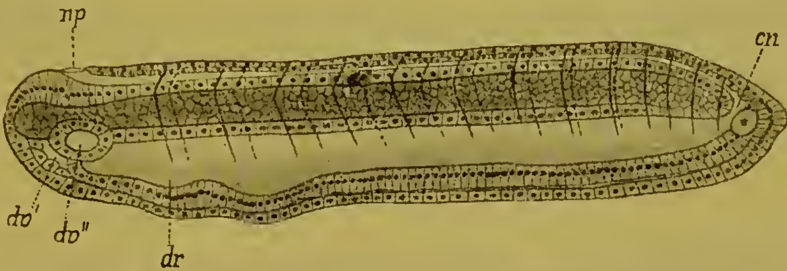


Fig. 874. Stadium von Amphioxus mit dreizehn Ursegmenten (nach Hatschek); die Ursegmentgrenzen der linken Seite sind mit ganzen, die der rechten Seite mit punktirten Linien eingezeichnet.

cn Canalis neurentericus, *dr* Anlage der kolbenförmigen Drüse, *dv'* rechtes, *dv''* linkes, vorderes Entodermdivertikel, *np* Neuroporus.

Chordaanlage sich in späteren Stadien auf ähnliche Weise von der Darmwand abschnürt, wie die Mesodermfalten, und dann selbstständig wird. Inzwischen treten jene histologischen Umwandlungen ein, durch welche das definitive Verhalten der Chorda vorgebildet wird. Die Chorda zeigt sich an Querschnitten aus ungefähr vier über einander liegenden Zellen zusammengesetzt (Fig. 871). In dem Plasma dieser Zellen treten nun zunächst kleine, rundliche Vacuolen auf. Während diese Vacuolen in der Reihe der obersten und untersten Zellen klein bleiben, fliessen sie im Bereich der beiden mittleren Zellreihen zu grossen Vacuolen zusammen, und gleichzeitig findet hier eine derartige Umordnung statt, dass je eine grosse, von vorn nach hinten comprimirte Vacuole mit einer Zelle abwechselt. Die mittleren Chordazellen stellen dann Scheidewände zwischen den aufeinander folgenden grossen Vacuolen dar. Ein ähnliches Entwicklungsstadium haben wir oben (pag. 1289) für die Chorda der Ascidien geschildert. Nach den Untersuchungen von Lwoff (No 16) stimmt das Chordagewebe von Amphioxus im Wesentlichen mit dem der Wirbelthiere überein. Es besteht aus blasigen, abgeflachten Zellen. Was man als Chordaplatten bezeichnet hat, scheint ein Artefact zu sein.

Auch im Bereiche des **Entoderms** machen sich wichtige Umwandlungen geltend. Zunächst schnüren sich von jener vordersten Parthie des Entodermsackes, welche vor dem ersten Ursegmente gelegen ist, zwei

seitliche, unter dem Kopffortsatz des ersten Ursegmentes befindliche Divertikel (Fig. 873 *do*) ab, welche von HATSCHEK als vordere Entodermsäckchen bezeichnet werden. Neuerdings nimmt HATSCHEK dieselben als ein vorderstes Paar von Kiementaschen in Anspruch (No. 8). Das spätere Schicksal dieser beiden, ursprünglich gleich gestalteten Divertikel, ist ein sehr verschiedenes. Das rechte Säckchen (Fig. 874 *dv'*) vergrössert sich bedeutend und, indem es das Vorderende des Darmkanals nach hinten drängt, füllt es den vorderen unter der Chorda gelegenen Raum in der schnauzenähnlichen Verlängerung des Körpers vollkommen aus (Fig. 875 *h*). Das linke Säckchen (Fig. 874 *dv''*) dagegen bleibt klein und rückt nicht nach vorne. Es liegt in späteren Stadien quer unter der Chorda und gewinnt eine Oeffnung nach aussen (Fig. 875 *w*), welche vor und über der Mundöffnung gelegen ist. An dem Säckchen selbst kann man einen stärker flimmernden Mündungsabschnitt und einen kleineren, nach rechts gelegenen, blinden Endabschnitt unterscheiden.

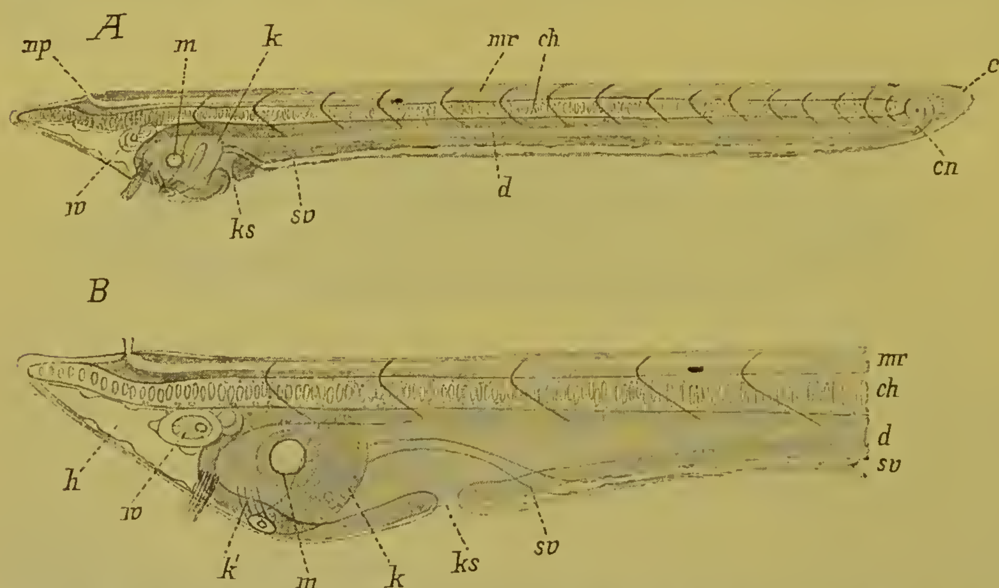


Fig. 875. *A* Amphioxuslarve mit Anlage der Mundöffnung und der ersten Kiemenspalte, von der linken Körperseite gesehen (nach HATSCHEK).
B Vorderende derselben Larve, stärker vergrössert.
c larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *cn* Canalis neurentericus, *d* Darmkanal, *h* Höhle, aus der Umwandlung des rechten vorderen Entodermsäckchens hervorgegangen, *k* kolbenförmige Drüse, *k'* Mündungsabschnitt derselben, *ks* Kiemenspalte, *m* Mund, *mr* Medullarrohr, *np* Neuroporus, *sv* Subintestinalvene, *w* Wimperorgan.

Dieses Säckchen, an welches später ein Nerv herantritt, wurde von KOWALEVSKY als eigenthümliches Sinnesorgan der Larve bezeichnet. Aus dem Mündungsabschnitt geht das sog. Räderorgan, welches sich in die Mundhöhle des ausgebildeten Thieres öffnet, hervor.

Die beiden vorderen Entodermdivertikel haben die mannigfachsten Deutungen erfahren. Wir haben schon erwähnt, dass HATSCHEK (No. 8) in ihnen das vorderste Kiementaschenpaar erblickt. VAN WIJHE (No. 22) nimmt neuerdings die Oeffnung des linken Entodermsäckchens als primären Mund (Autostoma) von Amphioxus in Anspruch, welcher dem Munde der Tunicaten homolog sein soll. Das aus dem Entodermsäckchen sich entwickelnde Wimperorgan, nebst der HATSCHEK'schen Grube vergleicht VAN WIJHE mit dem Tubercule hypophysaire (Flimmergrube) der Tunicaten. Dagegen soll das

rechte Entodermsäckchen, welches nur scheinbar ein Antimer des linken darstelle, dem vorderen Kopfsomit der Selachier entsprechen, aus welchem sich die vom Oculomotorius versorgten Augenmuskeln entwickeln. Bekanntlich hat Bateson (No. 26) die beiden vorderen Entodermsäckchen dem Eichelcölom, und die Ausmündung des linken dem Eichelporus von Balanoglossus verglichen.

Ein weiteres Derivat des Entoderms ist die bereits von M. Schultze, sowie von Leuckart und Pagenstecher gesehene sog. kolbenförmige Drüse (Fig. 875, 876 *k*). Dieselbe liegt im Bereiche des ersten Ursegmentes und entsteht als eine quere Faltenbildung des Darmes (Fig. 874 *dr*), welche an der rechten Körperseite besonders deutlich ausgeprägt ist und von dieser ventralwärts nach der linken Seite herüberzieht. Später schnürt sich diese Falte als ein selbstständiges Rohr von dem Darm ab

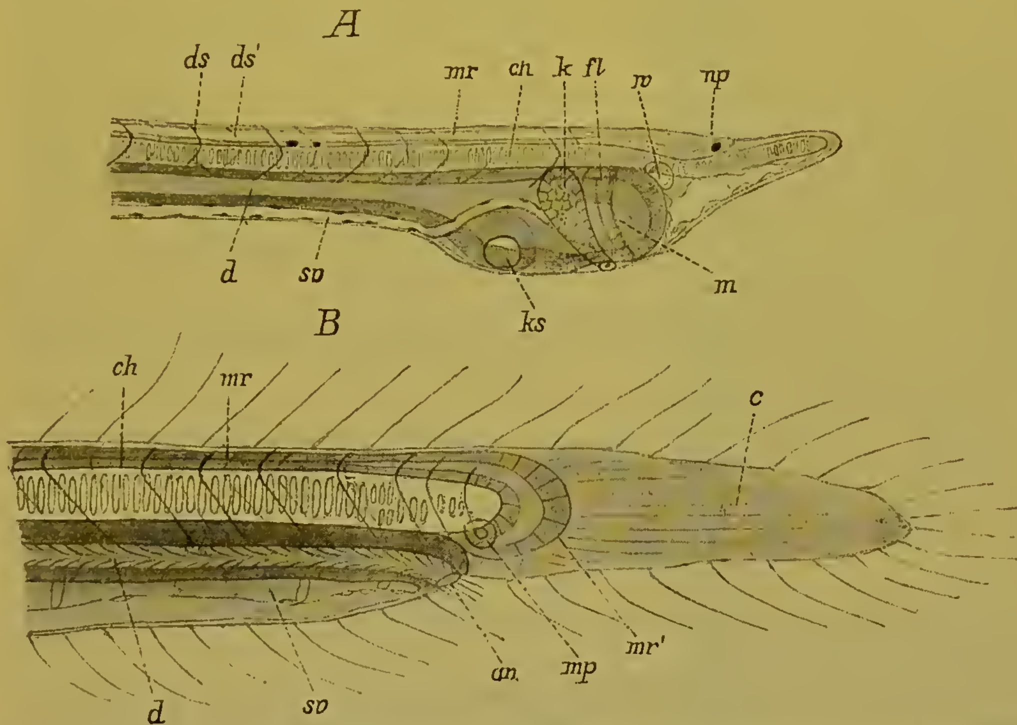


Fig. 876. *A* Vorderende einer etwas älteren Larve als Fig. 875, von der rechten Körperseite gesehen.

B Hinterende desselben Stadiums, von der linken Seite.

an Anus, *c* larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *ds* Dissepimente der dem Beschauer zugekehrten Körperseite, *ds'* Dissepimente der vom Beschauer abgewendeten Körperseite, *fl* Flimmerstreifen (Endostylanlage), *k* kolbenförmige Drüse, *ks* Kiemenspalte, *m* Mund, *mp* Polzellen des Mesoderms, *mr* Medullarrohr, *mr'* Hinterende des Medullarrohres, *np* Neuroporus, *sv* Subintestinalvene, *w* Wimperorgan.

Sie stellt dann die kolbenförmige Drüse dar, deren rechter, blind endigender Abschnitt erweitert ist, während der verengte linke Abschnitt vor der Mundspalte nach aussen mündet (Fig. 875 *k'*). In späteren Stadien gewinnt das rechte blinde Ende der kolbenförmigen Drüse (nach Ray Lankester und Willey) eine Communication mit dem Darmlumen.

Dicht vor der kolbenförmigen Drüse findet sich ein querverlaufender Flimmerstreif (Fig. 876 *A*, *fl*), welcher nach Willey die erste Anlage des Endostyls darstellt.

Die **Mundöffnung** (Fig. 875 *m*) kommt an der linken Seite des Körpers in der Region des ersten Segmentes zum Durchbruch. Es bildet sich hier zunächst eine scheibenförmige Verdickung des Ectoderms, an deren Innenseite die Darmwand dicht anliegt, da in diesem Bereiche das Mesoderm nicht so weit ventralwärts vorwächst. In der Mitte dieser Ectodermverdickung bildet sich die larvale Mundöffnung als eine anfangs enge, bald sich jedoch erweiternde Durchbrechung. Dementsprechend ist die Mundöffnung von einem verdickten Ectodermwalle umgeben.

Nach einem etwas anderen Typus erfolgt bald darauf die Bildung der **ersten Kiemenspalte** (Fig. 875 *ks*) in der ventralen Region des zweiten Körpersegmentes. Hier bildet sich eine kleine Ausbuchtung des Entoderms, in deren Umkreise die Entodermzellen höher und von hellerer Beschaffenheit erscheinen. Es bildet sich so eine verdickte, dem Entoderm angehörige Scheibe, in deren Mitte die oben erwähnte Einsenkung bald nach aussen durchbricht. Das Ectoderm ist im Umkreise der ersten Kiemenspalte nicht verdickt, dagegen bildet das Entoderm einen ringförmigen, den inneren Rand der Kiemenspalte darstellenden Wall. Die so entstandene erste primäre Kiemenspalte rückt bald an die rechte Körperseite (Fig. 876 *A*).

Nach dem Durchbruch des Mundes und der ersten Kiemenspalte werden die Mündungen des (aus dem linken Darmsäckchen hervorgegangenen) Flimmerorgans und der kolbenförmigen Drüse nach aussen durchgängig.

Die **Afteröffnung** bricht an dem hintersten Ende des Darmkanals an der linken Körperseite nach aussen durch (Fig. 876 *B*, an). Gleichzeitig wird die hier zwischen dem Darm und dem ventralwärts gekrümmten Ende des Medullarrohrs bestehende Communication (Canalis neurentericus) aufgehoben (Fig. 876 *B*).

Nach vollzogenem Durchbruche der genannten Körperöffnungen ist die Larve zu selbstständiger Nahrungsaufnahme befähigt.

Spätere Larvenstadien.

Die Entwicklung der weiteren Stadien zerfällt in drei auf einander folgende Abschnitte:

I. Hinter der ersten Kiemenspalte entwickelt sich eine Reihe von weiteren (bis zu 14) sog. primären Kiemenspalten (Willey), welche zum grössten Theil an die rechte Seite des Pharynx rücken. Es entstehen die Metapleuralfalten, und es beginnt von hinten der Verschluss des Atriums. Die Ursegmente vermehren sich bis zur Erreichung der dem ausgebildeten Thiere zukommenden Zahl (61 bei Amphioxus lanceolatus). Es entsteht die definitive unpaare Flosse mit ihren Flossenhöhlen (Fig. 877, 878).

II. Ueber der Reihe der primären Kiemenspalten entsteht eine zweite Reihe (secundäre Kiemenspalten nach Willey). Nach Schluss des Atriums rücken die primären Kiemenspalten an die linke Seite, während die secundären an der rechten Seite verbleiben. Der Larvenmund wird zum Velum umgewandelt, die definitive Mundöffnung entsteht durch Erhebung paariger Falten in der Umgebung des Larvenmundes. Der Mund rückt in die ventrale Mittellinie. Es erheben sich die Mundcirren. Die kolbenförmige Drüse wird zurückgebildet. Die Kiemenspalten werden durch Ausbildung der Zungenbalken verdoppelt. Der Leberblindsack kommt zur Entwicklung (Fig. 879, 880, 883).

III. Die Larve, welche im Wesentlichen der ausgebildeten Form schon sehr ähnlich ist, hat die pelagische Lebensweise aufgegeben und vergräbt sich im Sande. Während die bisher entstandenen, anfangs metamer geordneten Kiemenspalten näher zusammenrücken, wird die Zahl der Kiemenspalten durch weiter hinzukommende, paarig auftretende Spalten (tertiäre Kiemenspalten Willey) successive vermehrt. Die Vermehrung der tertiären Kiemenspalten erfolgt zeitlebens.

Wir haben oben pag. 1442 erwähnt, dass die erste primäre Kiemenspalte, welche in der ventralen Mittellinie des zweiten Rumpfsegmentes entstanden ist, bald eine Verschiebung nach der rechten Körperseite erleidet. In ganz der gleichen Weise bilden sich in den weiter hinten folgenden Körpersegmenten successive neue Kiemenspalten aus (Fig. 877, 878), welche auch in der ventralen Mittellinie entstehen und dann an die rechte Körperseite rücken. Die so entstandene und nun an der rechten Seite gelegene Reihe von primären Kiemenspalten ist dazu bestimmt, später an der linken Seite ihre definitive Lage einzunehmen. Die Zahl der nach einander zur Entstehung kommenden primären Kiemenspalten beträgt 12—15, meist finden sich deren 14. Ihre Lage ist streng metamer und zwar nach Hatschek (No. 8) intersegmental. Die Kiemenspalten entsprechen den Segmentgrenzen.

Hatschek (No. 8) betrachtet als vorderstes Kiemenspaltenpaar die oben erwähnten Entodermsäckchen. Sie entsprechen der hinteren Grenze des ersten Metamers (repräsentirt durch die Kopffortsätze des Mesoderms, welche Hatschek als ein rudimentäres Ursegmentpaar betrachtet). Als zweites Paar von Kiemenspalten betrachtet Hatschek die Pseudobranchialrinne (den vorderen Wimperbogen, welcher dem Flimmerbogen der Tunicaten homolog ist). Jene Kiemenspalte, welche wir oben als erste echte Kiemenspalte bezeichnet haben, würde demnach bereits das dritte Paar repräsentiren. Dieselbe ist rechts etwas kleiner als die übrigen; auch die hinter der neunten folgenden bleiben anfangs an

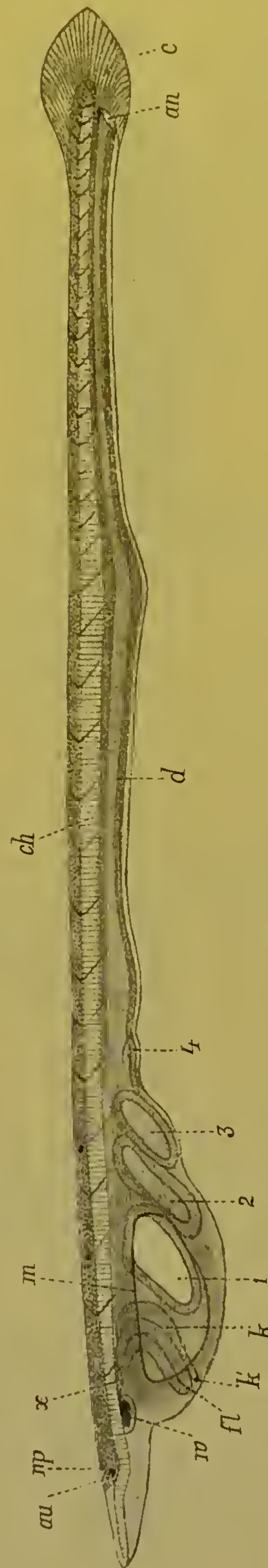


Fig. 877. Amphioxuslarve mit drei primären Kiemenspalten und mit sechsunddreissig Körpersegmenten (nach Ray Lankester und Willey).
1—3 erste bis dritte primäre Kiemenspalte, *4* Anlage der vierten Kiemenspalte, *an* Anus, *au* Augenfleck, *c* larvale Schwanzflosse, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *fl* Flimmerstreifen (Endostylanlage), *k* kolbenförmige Drüse, *k'* Ausmündung derselben, *m* Mund, *np* Neuroporus, *w* Wimperorgan, *x* Hatschek's Nephridium.

Grösse etwas zurück und weichen aus ihrer medianen Lage nicht nach der rechten Körperseite ab.

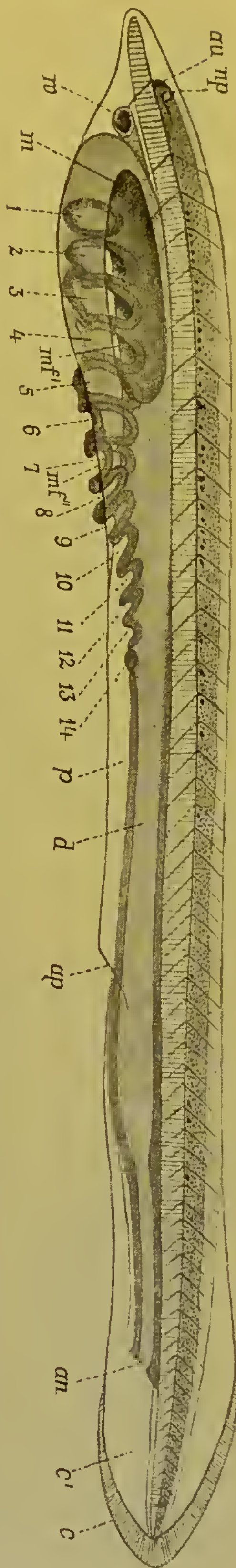


Fig. 878. Amphioxuslarve mit vierzehn primären Kiemenspalten und mit der vollen Zahl (einundsechzig) der Körpersegmente (nach Ray Lankester und Willey).
1—14 erste bis vierzehnte primäre Kiemenspalte, *am* Anus, *ap* Atrioporus, *au* Augenfleck, *c* larvale Schwanzflosse, *c'* definitive Schwanzflosse, *d* Darmkanal, *m* Mund, *mf'* Rand der rechten Metapleuralfalte, *mf''* Rand der linken Metapleuralfalte, *np* Neuroporus, *p* Peribranchialraum, *w* Wimperorgan.

Die Subintestinalvene, welche hinten median verläuft, wendet sich im Bereiche der Kiemenregion nach rechts und zieht dann über der Reihe der primären Kiemenspalten hin (Fig. 879 *si*). Wir haben schon oben (pag. 1438) gesehen, wie der Verlauf dieses Gefässes durch die Anlage der vordersten Kiemenspalte nach rechts abgelenkt wird. Die Lage dieses Gefässes kennzeichnet die spätere ventrale Mittellinie des Kiemenkorbes.

Bald entsteht nun an der rechten Körperseite über der Subintestinalvene eine längsverlaufende Leiste (Fig. 879 *k*), welche aus hinter einander folgenden und mit einander zusammenhängenden, ovalen Verdickungen zusammengesetzt erscheint. Diese Leiste, welche eine Verdickung der Pharynxwand darstellt, ist die Anlage einer neuen Reihe von Kiemenspalten, der secundären Kiemenspalten (Willey), welche später an der rechten Körperseite verbleiben sollen. Bald documentiren sie sich als solche, indem in der Mitte der ovalen Verdickungen unter gleichzeitiger Verschmelzung mit dem Ectoderm kleine, längsgestreckte Durchbrechungen auftreten (Fig. 879 *B*, I—VII). Gewöhnlich treten zunächst 6 secundäre Kiemenspaltenanlagen auf. Ihre Lage alternirt mit der der primären Kiemenspalten in ähnlicher Weise, wie wir dies oben (pag. 1437) für die Ursegmente der rechten und linken Körperhälfte angegeben haben. Die vorderste der erwähnten sechs secundären Kiemenspaltenanlagen liegt zwischen der 3. und 4. primären Kiemenspalte. Später vermehrt sich die Zahl der secundären Kiemenspalten, indem vorne noch eine hinzukommt, und hinten sich noch welche anfügen, so dass schliesslich die Gesammtzahl der secundären Kiemenspalten 7—9, in den meisten Fällen 8 beträgt.

Die späteren Umwandlungen des Kiemenkorbes bestehen nun darin, dass die Reihe der primären Kiemenspalten von der rechten Körperseite über die Ventralfläche nach links herüberrückt. Die Mundöffnung ist inzwischen schon

von links nach vorne und ventralwärts verschoben worden. Die Subintestinalvene, welche unter der Endostylanlage gelegen ist, nimmt nun die ventrale Mittellinie ein, während die secundären Kiemenspalten an der rechten Körperseite verbleiben (Fig. 880). Gleichzeitig findet eine Reduction der Zahl der primären Kiemenspalten statt, indem die vorderste und einige der hintersten primären Kiemenspalten sich schliessen und vollständig verschwinden (12 in Fig. 880), so dass schliesslich die Zahl der Kiemenspalten an der rechten und linken Körperseite gleich ist. Die genannten Umwandlungen hat man als den Process der Symmetrisirung (Symmetrisation) des Kiemenkorbs bezeichnet. Sie führen zu einem Endstadium, in welchem jederseits die gleiche Zahl (7—9, meist 8) Kiemenspalten vorhanden ist. Dieses Stadium, welches eine längere Ruhepause der Entwicklung bezeichnet, während dessen nur die Endostylanlage weiter nach hinten wächst und die vorhandenen Kiemenspalten

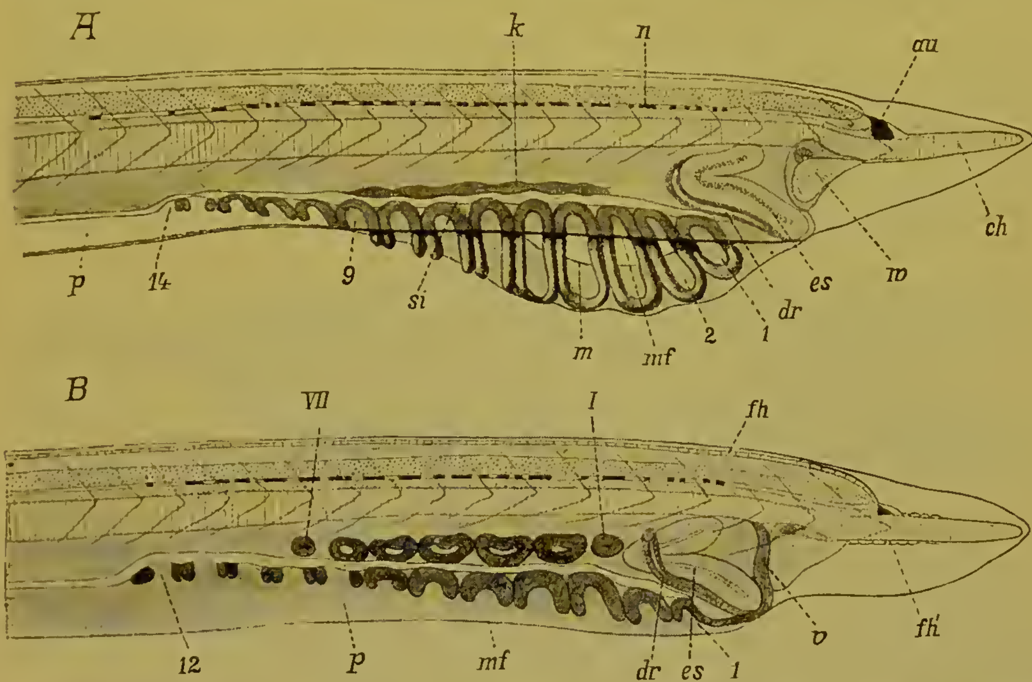


Fig. 879. Zwei spätere Larvenstadien von Amphioxus, von der rechten Seite gesehen (nach Willey).

1, 2, 9, 12, 14, erste, zweite, neunte, zwölfte, vierzehnte primäre Kiemenspalte, I—*VII* erste bis siebente secundäre Kiemenspalte, *au* Augenfleck, *ch* Chorda, *dr* kolbenförmige Drüse, *es* Endostylanlage, *fh* dorsale Flossenhöhlen, *fh'* ventrale Flossenhöhlen, *m* Mundrand, *mf* Rand der rechten Metapleuralfalte, *k* Anlage der secundären Kiemenspalten, *n* Neuralrohr, *p* Peribranchialraum, *si* Subintestinalvene, *v* Velum, *w* Wimperorgan.

an Höhe gewinnen, wurde von Willey das kritische Stadium der Larvenentwicklung genannt. Willey hebt hervor, dass die Zahl der Kiemenspalten in diesem Stadium mit der typischen Zahl der Kiemenspalten bei den Vertebraten annähernd übereinstimmt.

Die bisher vorhandenen Kiemenspalten waren segmental angeordnet. Mit dem nun weiter folgenden Auftreten tertiärer Kiemenspalten, welche paarweise hinter den bereits vorhandenen Spalten hinzukommen, geht diese Beziehung der Kiemenspalten zu den Körpersegmenten verloren. Es werden dann auch die vordersten, ursprünglich segmental an-

geordneten Kiemenspalten (die primären und secundären) nach vorne zusammengedrängt.

Die primären Kiemenspalten erscheinen schon frühzeitig nach der queren Richtung des Körpers etwas in die Länge gezogen (Fig. 879, 880). Die secundären Spalten dagegen sind anfangs senkrecht auf diese Richtung, also parallel zur Längsaxe des Körpers verlängert (Fig. 880). Erst in späteren Stadien strecken auch sie sich nach der queren Richtung des Körpers.

Schon während der oben geschilderten Umwandlungen im Bereiche des Kiemenkorbes wird die Zahl der Kiemenspalten (sowohl der primären, als der secundären) dadurch verdoppelt, dass jede Spalte durch einen von der Dorsalseite ihres Randes hervorwachsenden Zapfen in zwei Hälften zertheilt wird (Fig. 880). Solange dieser Zapfen (die Anlage des sog. Zungenbalkens) den unteren Rand der Kiemenspalte noch nicht erreicht hat, nimmt dieselbe eine Hufeisenform an, welche an die Gestalt der Kiemenspalten von Balanoglossus erinnert. Schliesslich verwächst dieser Zapfen mit einer von dem unteren Rande der Kiemenspalten ihm entgegen wachsenden Erhebung. Jede Kiemenspalte wird hierdurch in zwei Spalten zertheilt. Entsprechend dieser Art der Entwicklung kann man am ausgebildeten Thiere zwischen den Kiemenspalten in alternirender

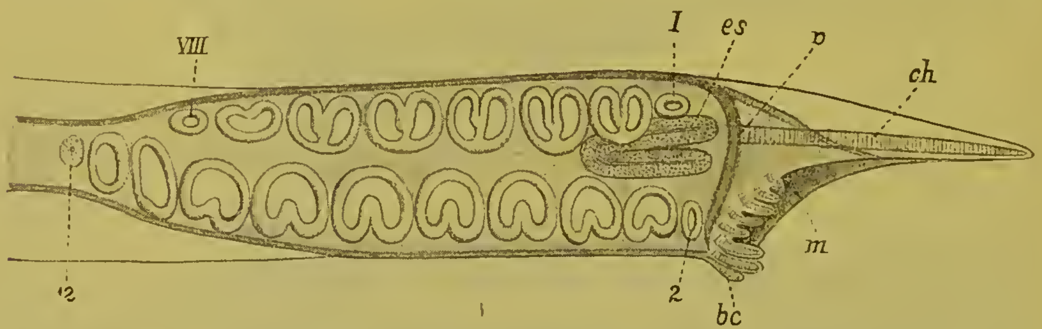


Fig. 880. Ventralseite einer späteren Amphioxuslarve (nach Willey). *2—12*, zweite bis zwölfte primäre Kiemenspalte, *I—VIII* erste bis achte secundäre Kiemenspalte, *bc* Buccalcirren, *ch* Chorda, *es* Endostyl, *m* Mund, *v* Velum. Die zwölfte primäre Kiemenspalte ist im Verschwinden begriffen.

Reihenfolge „primäre Balken" und „Zungenbalken" unterscheiden, welche in Bezug auf das anatomische Detail wesentlich verschieden sind, wie dies neuerdings durch Ray Lankester (No. 12), Spengel (No. 19) und Boveri (No. 2) geschildert wurde. Hier sei nur erwähnt, dass die primären Balken von einem Kanal der Leibeshöhle durchzogen sind, während ein solcher in den Zungenbalken fehlt. Erst verhältnissmässig spät entwickeln sich die von einem primären Balken zum nächstfolgenden in schräg horizontaler Richtung ziehenden Synaptikel (Fig. 899 *s*).

Während die soeben geschilderten Entwicklungsvorgänge den Kiemenkorb seiner definitiven Ausbildung entgegenführen, entwickelt sich ein die Aussenseite desselben umgebender Raum, der **Peribranchialraum.** Früher stellte man sich im Anschlusse an Kowalevsky und Rolph die Entstehung desselben derart vor, dass zwei seitliche Längsfalten die Kiemenspaltenregion nach Art eines Kiemendeckels vollständig überwachsen und in der ventralen Mittellinie mit einander verschmelzen, so dass schliesslich nur der Atrioporus, als übrigbleibender Rest der ursprünglich weiten, zwischen den beiden Peribranchialfalten vorhandenen

Oeffnung, die Communication des Peribranchialraums mit dem umgebenden Medium vermittelt. Indessen haben die Untersuchungen von Ray Lankester und Willey unsere Anschauung über die Entwicklung des Peribranchialraums einigermassen modificirt. Die erste Anlage für die Entwicklung dieses Raumes ist allerdings in zwei Falten gegeben (Fig. 881 *A*), welche wir als Seitenfalten oder Metapleuralfalten (*lf* und *rf*) bezeichnen. In diesen Falten entwickelt sich ein Hohlraum (Fig. 898 *of*), welcher nach Kowalevsky ein abgetrennter Theil der Leibeshöhle sein sollte. Dieser Raum, welcher als Seitenfaltenhöhle (nach Hatschek als Oberfaltenhöhle) bezeichnet wird, wird von Ray Lankester und Willey nicht dem Cölom zugerechnet, sondern als ein Lymphsinus (Pseudocöl) betrachtet. Nach Hatschek dagegen scheint er dem Myocöl zuzurechnen zu sein.

Die Seitenfalten liegen anfangs einander sehr nahe an der Ventralseite der Larve (Fig. 881). Man findet sie bei Larven, an deren rechter Körperseite 9 oder 10 primäre Kiemenspalten zur Entwicklung gekommen sind. Hinter dieser Region liegen die Seitenfalten bilateralsymmetrisch zu beiden Seiten der Medianlinie. In der Region der Kiemenspalten dagegen werden sie nach rechts abgelenkt (Fig. 881). Die rechte

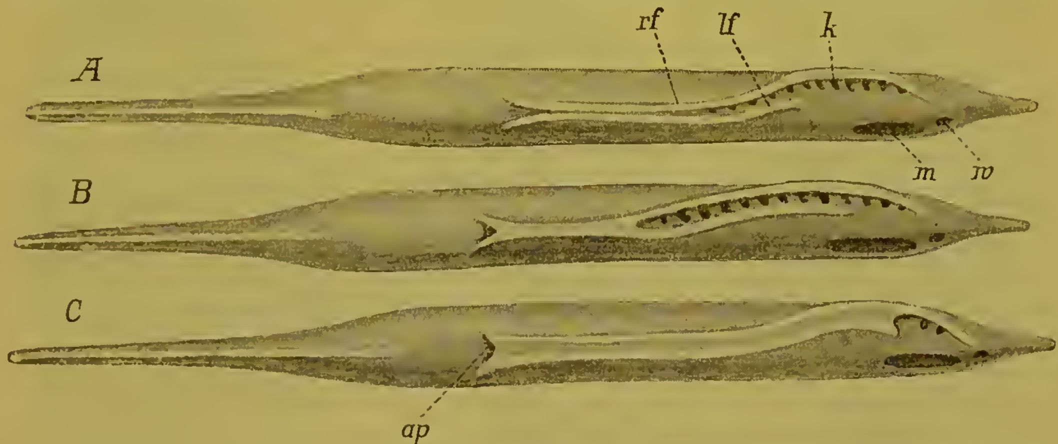


Fig. 881. Drei Larvenstadien von Amphioxus von der Ventralseite gesehen (nach Ray Lankester und Willey).
A Die beiden Metapleuralfalten sind noch selbstständig.
B Die Metapleuralfalten sind hinten mit einander verwachsen.
C Die Metapleuralfalten sind der ganzen Länge nach mit einander verwachsen.
ap Atrioporus, *k* Kiemenspalten, *lf* linke Metapleuralfalte, *m* Mund, *rf* rechte Metapleuralfalte, *w* Wimperorgan.

Seitenfalte (*rf*) zieht an der rechten Körperseite über den Kiemenspalten nach vorne und biegt vor den Kiemenspalten wieder gegen die Medianlinie. Sie überdeckt von aussen die obere Parthie der Kiemenspalten. Die linke Seitenfalte (*lf*) ist anfangs im vorderen Theile nur wenig entwickelt und hält in der Kiemenspaltenregion ungefähr die Medianlinie ein.

Die Seitenfalten begrenzen eine längs der Ventralseite verlaufende Rinne, welche die erste Anlage des Peribranchialraumes darstellt. Diese Rinne schliesst sich zunächst im hintersten Abschnitt der Seitenfalten (Fig. 881 *B*), indem an der inneren Seite dieser Falten zwei leistenförmige Vorsprünge (Subatrialleisten, subatrial ridges Ray Lank. u. Willey) gegen einander wachsen (Fig. 882 *A*, *sl*) und mit einander verschmelzen (Fig. 882 *B*). Durch die Verwachsung der Subatrialleisten ist der Boden der Peribranchialhöhle gebildet. In diesem Theile treten später die von Hatschek (No. 8) als Unterfaltenhöhle bezeichneten Theile der

Leibeshöhle auf (Fig. 898 *uf*). Die Verwachsung der Subatrialleisten schreitet von hinten nach vorne vor (Fig. 881 *B* und *C*), bis schliesslich der Peribranchialraum nach aussen vollkommen geschlossen erscheint. Nur im hintersten Abschnitte bleiben die Seitenfalten von einander getrennt. Die hier erhalten bleibende Oeffnung ist der Atrioporus (Fig. 881 *ap*). Die Seitenfalten sind auch im ausgebildeten Thiere als vorspringende Leisten der Körperwand, welche vom Munde bis gegen den Atrioporus verlaufen, zu erkennen.

Der so gebildete Peribranchialraum stellt anfangs ein Rohr mit verhältnissmässig engem Lumen dar (Fig. 882 *B*, *p*). Erst secundär erweitert sich dasselbe (Fig. 882 *C*), während die Seitenfalten beträchtlich auseinanderrücken, und indem der Peribranchialraum zwischen der Darmwand und der Körperwand emporwächst, kommt es zu einer fast vollständigen Umwachsung des Darmkanals (Fig. 898 *p*). Der über den Seitenfalten gelegene Theil der Aussenwand des Peribranchialraumes (die sog.

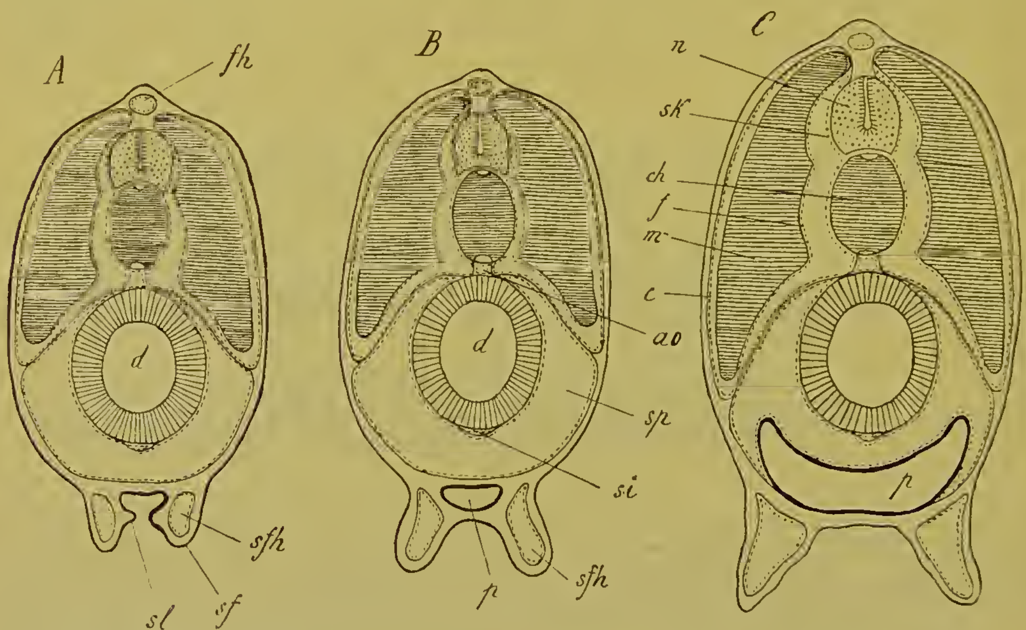


Fig. 882. Drei schematische Querschnitte durch ältere Larvenstadien von Amphioxus zur Darstellung der Entwicklung des Peribranchialraumes (nach Ray Lankester und Willey).

ao Aorta, *c* Cutisblatt, *ch* Chorda, *d* Darmkanal, *f* Fascienblatt, *fh* dorsale Flossenhöhlen; *m* Muskelblatt, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialraum, *sf* Seitenfalten (Metapleuralfalten), *sfh* Seitenfaltenhöhlen, *si* Subintestinalvene, *sk* Sklerablatt, *sl* Subatrialleisten, *sp* Splanchnocöl.

Epipleuren Ray Lankester's) ist demnach nicht durch Faltenbildung entstanden, sondern ein Theil der ursprünglich an dieser Stelle vorhandenen Körperwand.

Die Entstehung des Peribranchialraumes bei Amphioxus erinnert einigermaassen an die der gleichnamigen Höhle bei den Ascidien, wo dieselbe in Form paariger Einstülpungen angelegt wird (vgl. pag. 1292), welche auch erst durch secundäres Wachsthum den Pharynx umgreifen.

Die Aussenwand des Peribranchialraumes kann nicht mit dem Kiemendeckel der Fische homologisirt werden, da letzterer eine Faltenbildung darstellt, welche ausschliesslich dem Hyomandibularbogen angehört.

Die Seitenfalten oder Metapleuralfalten sind verschiedentlich mit der primären paarigen Seitenflosse der Wirbelthiere homologisirt worden (Ray Lankester und Willey, Hatschek). Nach Hatschek (No. 8) stellen sie nur besondere Theile eines ventralen Faltensystems dar, welches im vordersten Körpertheil als unpaare ventrale Flosse des Rostrums entwickelt ist, in der Mundregion die seitliche Mundwand bildet, in der Kiemenregion die Metapleuralfalte und schliesslich hinter dem Atrioporus die vor und hinter dem After sich ausdehnende, unpaare, ventrale Flosse. Die in den Subatrialleisten zur Entwicklung kommenden „unteren Faltenhöhlen" sollen den ventralen Flossenhöhlen der unpaaren ventralen Flosse entsprechen.

Wir haben bereits oben (pag. 1441) einen an der rechten Seite der Pharynxwand vor der kolbenförmigen Drüse gelegenen Flimmerstreifen (Fig. 876 *fl*) erwähnt. Dieser Flimmerstreifen, welcher eine etwas hellere Innenzone erkennen lässt, wiederholt die Gestalt der kolbenförmigen Drüse, so dass er an den Abbildungen wie ein Schatten oder wie eine Verdoppelung der letzteren erscheint. Es ist die Anlage des **Endostyls.** Dieselbe weist schon in frühen Stadien eine Einknickung nach hinten auf (Fig. 879 *A*, *es*), durch welche sie in eine kürzere obere und eine längere untere Hälfte getheilt wird. Entsprechend dieser Einknickung wächst die Endostylanlage in späteren Stadien nach hinten aus (Fig. 879 *B*), so dass

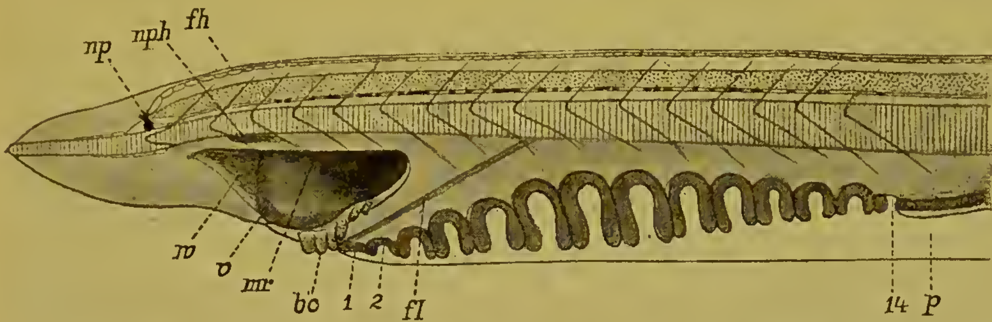


Fig. 883. Ansicht des Stadiums Fig. 879 *B* von der linken Körperseite (nach Willey).

1, *2*, *14* erste, zweite, vierzehnte primäre Kiemenspalte, *bc* Buccalcirrhen, *fl* Flimmerbogen, *fh* dorsale Flossenhöhlen, *mr* Mundfalte, *np* Neuroporus, *nph* Nephridium Hatschek's, *p* Peribranchialhöhle, *v* Velum, *w* Räderorgan.

sie sich über die kolbenförmige Drüse hinweg in den Raum zwischen der Reihe der primären und der secundären Kiemenspalten nach hinten schiebt. Ihre Lage entspricht dann der Subintestinalvene. Bei den obenerwähnten Verschiebungen, welche im Bereiche des Kiemenkorbes stattfinden, gelangt die Endostylanlage schliesslich von der rechten Körperseite nach der ventralen Mittellinie (Fig. 880 *es*). Die obere Hälfte der eingeknickten Anlage wird zur rechten, die untere Hälfte zur linken Parthie des ausgebildeten Endostyls. Frühzeitig kann man von den vorderen Enden der Endostylanlage zwei nach der Dorsalseite der Pharynxwand aufsteigende Flimmerbogen (Fig. 883 *fl*) erkennen, welche sich nach hinten in die bewimperten Hyperpharyngealbänder fortsetzen. Ihr Anfangstheil entspricht den Flimmerbogen (Pericoronalbogen) der Ascidien (Willey).

Die Bildung der definitiven Mundöffnung ist hauptsächlich von Willey eingehender geschildert worden. Die Verlagerung, welche die Mundöffnung erleidet, ist eine derartige, dass sie von der linken Körperseite nach vorne und gegen die Ventralseite rückt, so dass sie schliesslich

an der Ventralseite eine median-symmetrische Lage einnimmt. Gleichzeitig wird dieselbe durch eine secundäre Faltenbildung (Fig. 883 *mr*) der Körperwand überwachsen, wodurch das Stomodaeum oder die Mundbucht gebildet wird. Die primäre Mundöffnung der Larve rückt hierbei in den Grund der Mundbucht und erhält sich in der Gestalt des sog. Velums (*v*), an welchem sich bald die ersten Anlagen der Velartentakel erkennen lassen. Von diesen treten zunächst vier auf: zwei seitliche, ein oberer und ein unterer. Später wird die Zahl auf zwölf vermehrt. In der unteren der beiden secundären Mundfalten treten bald die ersten Anlagen des die Mundcirren (Fig. 883 *bc*) stützenden knorpeligen Skelettes auf, in Gestalt von rundlichen Verdichtungen des mesodermalen Gewebes. Jedem derartigen knorpeligen Kügelchen entspricht in späteren Stadien ein Auswuchs des Mundrandes, welcher sich in einen Cirrus umwandelt. Die Anbildung neuer Cirren vollzieht sich im Bereiche der unteren Mundlippe vor und hinter den bereits gebildeten, während das Verhalten der ausgebildeten Form Ray Lankester schliessen liess, dass die medianen Cirren des ventralen Mundrandes der Entstehung nach die jüngsten seien.

Nach Entstehung der secundären Mundfalten müssen jene Organe, deren Ausmündungsstellen sich in unmittelbarer Nähe des Larvenmundes befanden, in die Mundbucht münden. Es sind diess die kolbenförmige Drüse und das sog. Räderorgan, welches die Ausmündungsstelle des aus dem linken vorderen Ectodermsäckchen hervorgegangenen Sinnesorganes bezeichnet.

Von den beiden Falten, durch deren Erhebung die definitive Mundöffnung gebildet wird, setzt sich die untere nach vorn continuirlich in die unpaare Flosse fort (Ray Lankester). Ray Lankester hat bereits die Mundfalten als die vordere Fortsetzung der sogenannten Epipleuren (Seitenwände des Peribranchialraumes) in Anspruch genommen, und Hatschek (No. 8) ist dieser Auffassung beigetreten, indem er sich auf die Verhältnisse der Leibeshöhlenräume in den genannten Parthien stützt. Nach Willey soll allerdingsdie Entstehung der Mundfalten von den sogenannten Metapleuren oder Seitenfalten unabhängig geschehen.

Eine andere Auffassung wird neuerdings von Van Wijhe (No. 22) vertreten. Nach Van Wijhe gehören die secundären Mundfalten beide ausschliesslich der linken Körperseite an. Es lässt sich dies aus den Verhältnissen der Innervation, sowie aus dem Umstande erschliessen, dass nur die linke Seitenfaltenhöhle sich in die Lippe an der Aussenseite des mächtigen äusseren Lippenmuskels fortsetzt. Auch das gesammte Velum wird ausschliesslich von Nerven der linken Körperseite versorgt. Der definitive Mund von Amphioxus ist daher nach Van Wijhe, ebenso wie der Larvenmund, ein Organ der linken Körperseite trotz seiner anscheinend symmetrischen Lage.

Es ist schwer, sich nach den Beschreibungen von Willey ein Bild von den Lageverschiebungen, welche im Bereiche des Mundes vor sich gehen, zu machen. Nach Van Wijhe erfährt die Längsaxe des spaltförmigen Larvenmundes eine Drehung um 90°. Während sie ursprünglich der Körperaxe parallel läuft, stellt sie sich später quer zu derselben. In Folge dessen wird der vordere Theil des Larvenmundes (mit dem vorderen Mundwinkel) zur rechten Hälfte des Velums, während aus dem hinteren Mundwinkel die linke Hälfte des Velums hervorgeht. Eine ähnliche Verschiebung erfahren die Lippenfalten.

Van Wijhe hält den Mund von Amphioxus dem der Cranioten nicht für homolog. Ebenso bezweifelt er die Homologie des Velums von Amphioxus

und desjenigen der Cyclostomen. Nach Van Wijhe ist der Mund von Amphioxus eine linksseitig gelegene Kiemenspalte, welcher an der rechten Körperseite die kolbenförmige Drüse entsprechen soll. Van Wijhe homologisirt ihn mit dem linken Spritzloch der Selachier und mit der linken Kiemenspalte der Appendicularien (?).

In den späteren Larvenstadien, wenn bereits acht secundäre Kiemenspalten zum Durchbruche gekommen sind und die Zungenbalken sich zu bilden anfangen, verfällt die kolbenförmige Drüse einer Rückbildung, indem ihre Elemente den Zusammenhang verlieren, und schliesslich — wie es scheint — in das Innere des Darmkanals gerathen, wo sie vielleicht absorbirt werden. Jene Mündungsstelle der Drüse in den Darm, welche wir oben (pag. 1441) erwähnten, scheint bei dem Zerfall des Organes am längsten zu persistiren (Willey).

An den späteren Larvenstadien ist ferner ein Organ zu erkennen, welches von Hatschek (No. 5) aufgefunden und von diesem Autor (No. 14), sowie von Ray Lankester und Willey (No. 12 und 23) abgebildet und als **Niere (Nephridium)** bezeichnet wurde (Fig. 877 *x*). Dasselbe ist nur linksseitig entwickelt, in Gestalt eines mesodermalen Trichters und Kanals, welcher vor der Mundöffnung in der Region des ersten Metamers (zwischen der Wimpergrube und dem Munde) gelegen ist. Später verlängert sich das Organ nach hinten und findet sich an dem ausgebildeten Thiere als ein linksseitig unter der Chorda von dem vorderen Mundrande bis dicht hinter das Velum sich erstreckender Strang. Hatschek vermuthete die Ausmündung des Kanals in den Kiemendarm.

Die letztere Beobachtung wurde neuerdings von Van Wijhe (No. 22) bestätigt, welcher das in Rede stehende, von ihm als Schlundfortsatz bezeichnete Organ als den Rest der ursprünglich zwischen dem Darm und dem linken vorderen Entodermdivertikel bestehenden Communication deutet.

Wir haben bereits oben erwähnt, dass in jenen Larvenstadien, die auf das Stadium mit einer primären Kiemenspalte folgen, die Anzahl der Ursegmente sich stetig vermehrt, und zwar durch Neubildung von Ursegmenten von den Mesodermfalten am hinteren Körperende. Zur Zeit der Entstehung des Mundes und der ersten Kiemenspalte (Fig. 875) hat die Amphioxuslarve 14 Ursegmente, deren Höhlen bei ihrer Entstehung mit der Urdarmhöhle communicirten. Die später gebildeten Ursegmente werden von den abgeschnürten und selbstständig gewordenen Mesodermfalten aus geliefert (vgl. oben pag. 1437). Ihre Höhle steht demnach mit dem Urdarme von Anfang an in keiner Communication. Die Zahl der Körpersegmente des ausgebildeten Zustandes beträgt für Amphioxus lanceolatus ungefähr 61 und wird bereits vor dem Auftreten der secundären Kiemenspalten erreicht (Fig. 878).

Gleichzeitig mit der Vermehrung der Ursegmente kommt die definitive unpäare Flosse zur Entwicklung. Während die larvale Flosse (Fig. 875, 876, 877 *c*) in einer einfachen Verdickung des Ectoderms bestand (vgl. pag. 1437), im Bereiche welcher die Ectodermzellen pallisadenförmig auswuchsen, besteht die definitive Flosse (Fig. 878 *c'*) in einer Ectodermfalte, in welche sich besondere Abschnitte der Leibeshöhle, die Flossenhöhlen (Fig. 889, I' II'), erstrecken. Innerhalb dieser Flossenhöhlen kommen durch eine vom Boden der Flossenhöhle her einwachsende Mesodermverdichtung die Flossenstrahlen zur Entwicklung, welche somit frei in die Flossenhöhle hineinragen (Ray Lankester).

Die unpaare Flosse erstreckt sich längs der ganzen Rückenseite (Fig. 878). Durch ihre Entwicklung wird der Neuroporus (*np*) aus seiner

ursprünglichen medianen Lage nach der linken Körperseite verdrängt. Das Vorderende der unpaaren Flosse umgreift das rostrale Ende der Chorda, so dass die unpaare Flosse sich im Bereiche des Rostrums auch auf die Ventralseite fortsetzt. Dieser vorderste ventrale Abschnitt der Flosse setzt sich nach RAY LANKESTER (No. 12) continuirlich in die rechtsseitige Mundfalte fort. Am hinteren Körperende umgreift die unpaare Flosse mit einem erweiterten Antheil das Hinterende und zieht sodann an der Ventralseite des Körpers nach vorne bis zum Atrioporus. Die Afteröffnung rückt hierbei an die linke Seite der Flosse (Fig. 878).

Während die Flossenstrahlen im Bereiche des dorsalen Theils unpaar sind, sind sie an der ventralen Flosse zwischen Atrioporus und After paarig (aber in unpaaren Flossenhöhlen nach RAY LANKESTER) entwickelt. Dies ist ein Hinweis auf die muthmassliche Herleitung dieses Theils der unpaaren Flosse durch Verschmelzung paariger Falten, welche die hintere Fortsetzung der Peribranchialfalten darstellen (RAY LANKESTER, HATSCHEK). Die Flossenhöhlen sind in hinter einander liegende Compartimente getheilt (Fig. 879, 883 *fh*), von denen nach RAY LANKESTER im Bereiche der Dorsalflosse ungefähr 5 auf ein Muskelsegment entfallen, wenngleich eine bestimmte Beziehung dieser Compartimente zur Segmentirung des Körpers nicht zu erkennen ist.

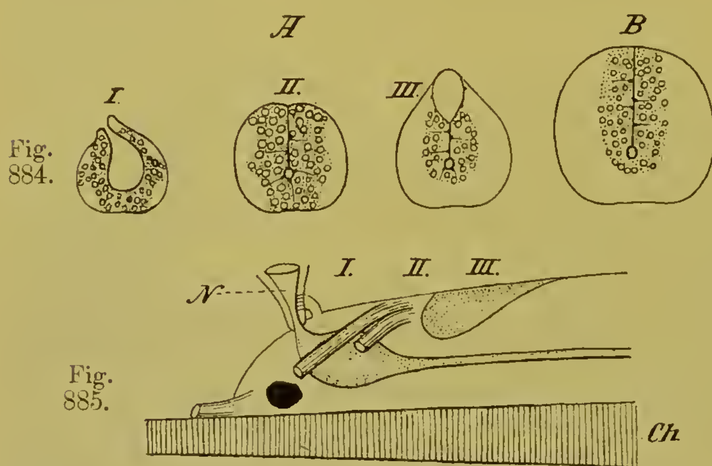


Fig. 884. *A* Querschnitte durch das Gehirn eines jungen Amphioxus (nach HATSCHEK). *I* durch den (primären) ersten Ventrikel, *II* durch den (primären) zweiten Ventrikel (Aquaeductus Sylvii), *III* durch den (primären) dritten Ventrikel (Fossa rhomboidalis).

B Querschnitt durch das verlängerte Mark.

Fig. 885. Gehirn mit den vordersten Nervenwurzeln eines jungen Amphioxus (nach HATSCHEK). *Ch* Chorda dorsalis, *N* Flimmergrube, an deren hintere Wand der Nervus olfactorius herantritt. *I*, *II*, *III* die drei primären Ventrikel (schematisch).

Während die Afteröffnung ursprünglich am hintersten Körperende gelegen war, rückt sie später weiter nach vorne (Fig. 878), wodurch es zur Ausbildung des für die Wirbelthiere charakteristischen, postanalen Körperabschnittes kommt.

Wir haben oben (pag. 1437) gesehen, dass das vordere Ende des **Medullarrohres**, welches im Bereiche des ersten echten Ursegmentes und der sog. Kopffortsätze des Mesoderms (vorderstes rudimentäres Ursegment nach HATSCHEK) gelegen ist, eine Erweiterung aufweist (Fig. 875, 876). Diese Parthie differenzirt sich in dem jungen Amphioxus nach neueren Mittheilungen HATSCHEK's (No. 8) in drei hinter einander folgende Abschnitte, welche den drei primären Hirnblasen der Cranioten entsprechen. Der vorderste Abschnitt, das primäre Vorderhirn, zeigt auf dem Querschnitte die schon seit Langem als Ventrikel (primärer erster Ventrikel) bekannte Erweiterung des Medullarrohres (Fig. 884 *A*, I. 885 I). Das

vorderste Ende dieses Ventrikels setzt sich gegen den Neuroporus (resp. gegen die Flimmergrube) in das bei Amphioxus nach aufwärts gekrümmte Infundibulum fort. Die zweite Gehirnparthie (das Mittelhirn) enthält im Innern den primären zweiten Ventrikel, welcher durch eine verengerte Parthie des Medullarkanals (Aquaeductus Sylvii) vertreten ist (II). Der dritte Abschnitt (Hinterhirn) weist eine enge ventrale Höhle (Centralcanal) und eine dorsale Erweiterung des Spaltes, die Fossa rhomboidalis, auf (III).

Das Medullarrohr mündete ursprünglich in der dorsalen Mittellinie durch den von dichter gestellten Geisseln umgebenen Neuroporus nach aussen. Derselbe wird durch die Entwicklung der dorsalen Flosse aus der Mittellinie nach links verdrängt. Später bildet sich an dieser Stelle eine Epitheleinsenkung, die v. Kölliker'sche **Riechgrube** oder **Flimmergrube** (Fig. 885 *n*), in deren tiefste Stelle nun der Neuroporus einmündet. Die Flimmergrube ist das Homologon des Geruchsorgans und der Hypophysis der Cranioten. An die hintere Wand der Flimmergrube tritt vom Gehirn der von Langerhans entdeckte kurze unpaare Riechnerv heran. Die Fortsetzung des ersten Ventrikels gegen den Neuroporus entspricht, wie oben erwähnt, dem Infundibulum der Cranioten. Bei Ammocoetes stehen die Hypophysis und das Geruchsorgan noch unter einander in Verbindung, und die äussere Oeffnung der Hypophysis weist noch die ursprüngliche dorsale Lagerung auf. Das innere Ende der Hypophysis dagegen und das Infundibulum sind an die ventrale Fläche des Gehirns gelangt.

Bezüglich der Identificirung des vordersten Endes des Medullarrohres von Amphioxus mit dem Infundibulum der Cranioten sind wir den Ansichten Hatschek's gefolgt. Es sei jedoch erwähnt, dass Kupffer neuerdings auf Grund seiner Untersuchungen an Acipenser (No. 38) das Vorderende der Hirnaxe in seinem im Bereiche der Lamina terminalis dicht über der Commissura anterior gelegenen Lobus olfactorius impar erblickt, während das Infundibulum als ein secundärer Auswuchs der Ventralseite des Gehirns zu betrachten sei.

Es sei darauf hingewiesen, dass Kohl (No. 9) zuweilen auf der rechten Seite des Kopfes von Amphioxus eine ähnliche Grube beobachtete, wie die Riechgrube der linken Seite. Kohl ist geneigt, in diesem Befund die rudimentär gewordene Hälfte des ursprünglich paarig angelegten Geruchsorganes zu erblicken. Die Beziehungen des Neuroporus zur Riechgrube werden von Kohl in Abrede gestellt. Der Rest des Neuroporus soll sich in einer etwas hinter der Riechgrube gelegenen Ectodermeinsenkung erkennen lassen.

Unsere Kenntniss jener wichtigen Umwandlungen, welche im Bereiche der Ursegmente und der Leibeshöhle vor sich gehen, beruht auf den Mittheilungen Hatschek's (No. 7). Jedes Ursegment theilt sich, wie bereits oben (pag. 1438) angedeutet wurde, in einen dorsalen (Urwirbel) und einen ventralen Abschnitt (Seitenplatten) (Fig. 887 I und II). Nur im Bereiche der dorsalen Abschnitte bleibt die Segmentirung durch hinter einander folgende Quersepten (Myosepten) erhalten. Im Bereiche der Seitenplatten schwinden die Septen und die von ihnen umschlossenen Räume der Leibeshöhle fliessen zu einem gemeinsamen, den Darm umgebenden Hohlraum (Splanchnocöl) zusammen. Durch Schwund des ventralen Mesenteriums tritt die rechte und linke Hälfte des Splanchnocöls in Communication.

Die Urwirbel schliessen die segmental angeordneten, aber rechts und links asymmetrisch gelegenen (vgl. oben pag. 1437) Urwirbelhöhlen oder das Myocöl (Fig. 887 I) ein. Die Wand des Urwirbels zerfällt

in ein parietales Blatt (1) und ein mediales Blatt (2). Das parietale, dem Ectoderm anliegende Blatt besteht aus platten Zellen und liefert die Cutis des ausgebildeten Thieres. Es wird als Cutisblatt bezeichnet. Das mediale Blatt besteht zu den Seiten der Chorda und des Neuralrohres aus hohen Epithelzellen, welche, wie wir oben (pag. 1439) geschildert haben, Muskelfibrillen zur Abscheidung bringen. Dieser Theil wird als Muskelblatt (Anlage des Seitenrumpfmuskels) bezeichnet (2). Anfangs enthält jede Muskelzelle nur eine Fibrille, später vermehrt sich jedoch die Zahl der Fibrillen in jeder Muskelzelle. Dieselben sind in regelmässiger Reihe über einander geschichtet, so dass sie eine hohe, bandförmige Muskelplatte zusammensetzen. Auf jede Muskelzelle kommen mehrere solcher Platten. Die Kerne der Muskelzellen liegen an der gegen das Myocöl gerichteten Aussenseite des Muskelblattes. Nach der Ventralseite setzt sich das Muskelblatt in ein plattes Epithel fort, welches der entodermalen Darmwand anliegt und als Sclerablatt oder Sclerotom (3) bezeichnet wird. An seiner Uebergangsstelle gegen die Cutisschicht findet sich eine grössere Grenzzelle (4), welcher nach Boveri (No. 3) wahrscheinlich die Bedeutung einer Urgenitalzelle zukommt.

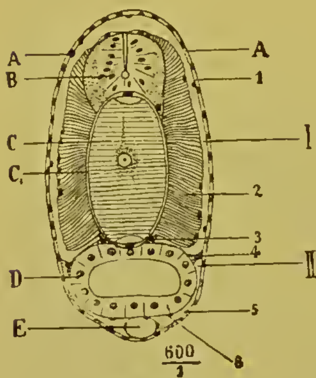


Fig. 886.

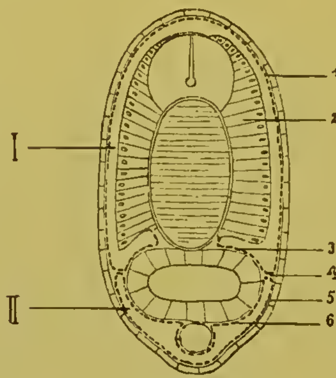


Fig. 887.

Fig. 886. Querschnitt aus der Körpermitte einer Amphioxuslarve mit fünf Kiemenspalten (nach Hatschek).

Fig. 887. Schema desselben Schnittes.

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, C_1 Innere Chordascheide, *D* Darmepithel, *E* Subintestinalvene, *1* Cutisblatt, *2* Muskelblatt (Seitenrumpfmuskel), *3* Sclerablatt, *4* Grenzzelle des Urwirbels, *5* Somatopleura, *6* Splanchnopleura, *I* Myocöl, *II* Splanchnocöl.

Auch an den Seitenplatten kann man ein parietales (5) und ein mediales (viscerales) Blatt (6) unterscheiden. Das parietale Blatt (Somatopleura) liegt anfangs an der Innenseite des Ectoderms; das viscerale Blatt (Splanchnopleura) bildet das dorsale Mesenterium, im Bereich dessen sich später die Aorta entwickelt, umschliesst den Darm und die an seiner Ventralfläche hinziehende Subintestinalvene. Von ihm wird die glatte Muskelschicht des Darmkanals geliefert.

In späteren Stadien (Fig. 888, 889) wird die Muskelplatte durch die Ausbildung einer von unten her vorwachsenden Falte (Sclerotomfalte) von der Chorda dorsalis und dem Nervenrohr vollständig abgedrängt. Die Muskelplatte ist dann nur mehr an ihrem dorsalen Rande mittelst eines mesenteriumähnlichen Bändchens an der Wand des Urwirbels befestigt. Im Uebrigen hängt sie vollkommen frei in der Urwirbelhöhle. Sie findet ihre Hauptansatzpunkte an den Dissepimenten. Die mediale Wand der Sclerotomfalte legt sich an die Chorda und das Medullarrohr an und bildet hier das skeletogene Blatt, welches die äussere Chordascheide (4) und deren neurale Fortsetzung liefert. Das laterale Blatt der Sclerotomfalte legt sich an die Innenseite des Muskelblattes an und bildet daselbst das Fascienblatt (3). Der Seitenrumpf-

muskel von Amphioxus ist nicht ringsum von Fascie umhüllt, sondern nur an seiner inneren Seite von dem Fascienblatte bedeckt.

Diese sämmtlichen Schichten, welche durch Differenzirung aus der Wand des Urwirbels hervorgegangen sind, schieben sich ventralwärts vor, indem sie sich zwischen Ectoderm und Somatopleura einschieben. Das Cutisblatt gelangt dadurch bis in die ventrale Mittellinie, wo es die Auskleidung der ventralen Flossenhöhlen liefert ($I_{,,}$), in gleicher Weise wie auch die dorsalen Flossenhöhlen ($I_{,}$) von dem Cutisblatte ausgekleidet erscheinen. Vom Boden dieser Flossenhöhlen wachsen später die Flossenstrahlen hervor. Auch die skeletogene Schicht und der Muskel schieben sich ventralwärts vor.

Es ergiebt sich hieraus für Amphioxus folgendes Schema des Schichtenbaues, welches im Wesentlichen auch für die Cranioten zutrifft. Unter der Epidermis lagert das Cutisblatt (1), welches bei Amphioxus zeitlebens

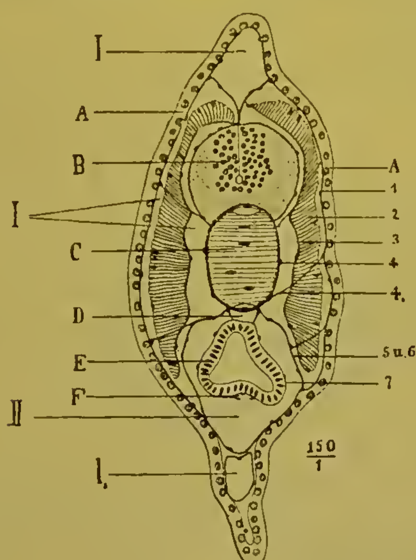


Fig. 888.

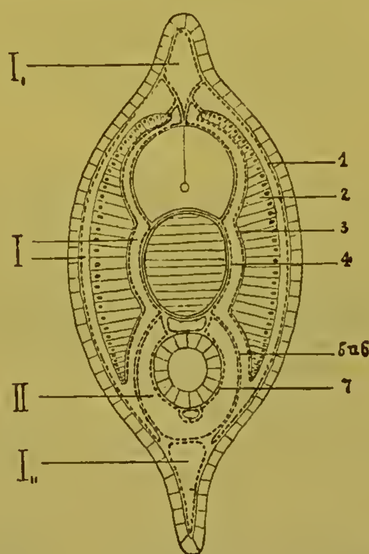


Fig. 889.

Fig. 888. Querschnitt durch einen jungen Amphioxus, unmittelbar nach der Verwandlung, aus der Körperregion zwischen Athemporus und After (nach HATSCHEK).

Fig. 889. Schema desselben Schnittes.

A Epidermis, *B* Medullarrohr, *C* Chorda, *D* Aorta, *E* Darmepithel, *F* Subintestinalvene, *1* Cutisblatt, *2* Muskelblatt, *3* Fascienblatt, *4* äussere Chordascheide, *4,* Muskelseptum, *5* gastrale Fortsetzung der skeletogenen Schicht, *6* Somatopleura, *7* Splanchnopleura, *I* Myocöl, *I,* dorsale, *I,,* ventrale Flossenhöhle, *II* Splanchnocöl.

seinen epithelialen Charakter bewahrt. Darauf folgt das Myocöl, welches bei Amphioxus zeitlebens persistirt. Sodann folgt das Muskelblatt (2), dem sich innen das Fascienblatt (3) anlagert, dann die Höhle der Sclerotomfalte und schliesslich die skeletogene Schicht (4); letztere umschliesst in der dorsalen Körperhälfte die Chorda (als äussere Chordascheide) und das Medullarrohr; in der unteren Körperhälfte legt sie sich an die Somatopleura an. Beide Schichten (skeletogene Schicht und Somatopleura) bilden hier eine zarte Scheidewand (5 und 6), welche die Urwirbelhöhle von dem Splanchnocöl trennt. Nach Innen vom Splanchnocöl folgt sodann die Splanchnopleura (7) und das entodermale Darmepithel.

Im Bereiche der Kiemenregion (Fig. 898) werden die Verhältnisse der Leibeshöhle durch die Entwicklung des Peribranchialraums (*p*) complicirt. Dieser schiebt sich zwischen Splanchnocöl und den ventralen Ab-

schnitt des Myocöls ein. Letzterer ist dann in der Peribranchialfalte gelegen und zerfällt in einzelne Abschnitte, welche von HATSCHEK (No. 8) als obere und untere Faltenhöhlen bezeichnet werden. Die Oberfaltenhöhle (*of*) ist in den Seitenfalten (Metapleuren) gelegen und wird auch als Seitenfaltenhöhle bezeichnet. An ihrer innern Wand, welche der Aussenwand des Peribranchialsackes anliegt, kommt der Musculus transversus (*mt*) zur Entwicklung. Die Unterfaltenhöhlen (*uf*) werden von HATSCHEK den ventralen Flossenhöhlen der hinter dem Atrioporus folgenden Körperregion gleichgesetzt.

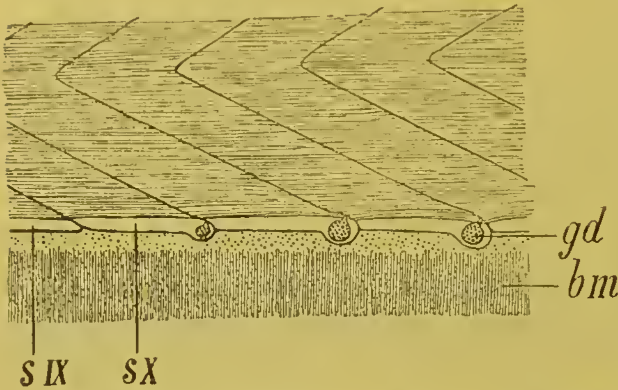


Fig. 890. Seitenansicht der unteren Urwirbelränder eines jungen, 9 mm langen Amphioxus (nach BOVERI).
bm Bauchmuskel, *gd* Genitalanlage, *S IX*, *S X* neunter und zehnter Urwirbel.

Das Splanchnocöl wird durch die Entwicklung der Kiemenspalten in eine paarige obere Höhle (*sc* epibranchiales Cölom, subchordales Cölom, SPENGEL) und einen unpaaren unteren Raum (*ec* Endostylcölom) getheilt. Beide stehen durch Kanäle innerhalb der primären Kiemenbalken mit einander in Verbindung (vgl. oben pag. 1446 und die rechte Hälfte der Fig. 898, welche einen primären Kiemenbalken mit einem Cölomkanal darstellt).



Fig. 891. Seitenansicht der Genitalanlage eines jungen Amphioxus von 5 mm Länge (nach BOVERI).

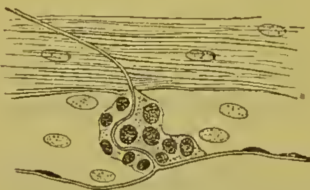


Fig. 892.

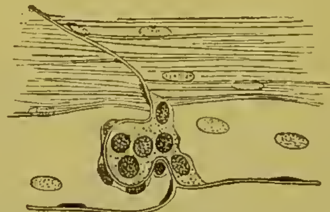


Fig. 893.

Fig. 892 und **893.** Spätere Entwicklungsstadien der Genitalanlage von Amphioxus (nach BOVERI).

Die Entwicklung der **Geschlechtsorgane** ist neuerdings durch BOVERI (No. 3) bekannt geworden. Die Genitalsäckchen, welche vom 10. bis zum 35. Ursegmente zur Entwicklung kommen, sind abgeschnürte Theile der Urwirbel, welche sich den Nephrotomen oder Gono-Nephrotomen (RUECKERT) der Selachier-Embryonen vergleichen lassen. BOVERI erblickt daher in den Genitalkammern des Amphioxus das Homologon der Urnierenkanälchen der Cranioten. Die Entwicklung der Genitalkammern lässt sich an ganz jungen Amphioxen von 4

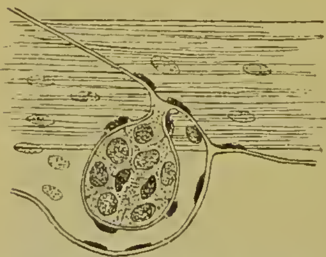


Fig. 894. Genitalanlage eines 8 mm langen Amphioxus (nach BOVERI).

bis 12 mm Länge beobachten. An Querschnitten erkennt man am ventralen Urwirbelrand an der Stelle, wo das Cutisblatt in das skeletogene Blatt übergeht, kleine Zellen mit intensiv färbbaren Kernen erfüllt. Es sind dies Anhäufungen von Ur-Geschlechtszellen, welche die Anlage der Geschlechtsdrüse repräsentiren und vielleicht auf die oben erwähnte grosse Grenzzelle Hatschek's (vgl. pag. 1454 Fig. 886, 4) zurückzuführen sind. Derartige Zellanhäufungen wiederholen sich in den Querschnittserien in bestimmten Abständen, und zwar entsprechend der asymmetrischen Lagerung der Urwirbel alternirend bald rechts- bald linksseitig. Flächenansichten späterer Stadien (Fig. 890) lassen die Anlage der Genitaldrüse als ein rundliches Knötchen (*gd*) erkennen, welches im hinteren unteren Winkel des Urwirbels in einer kleinen Ausbuchtung desselben (der Anlage der Genitalkammer) gelegen ist.

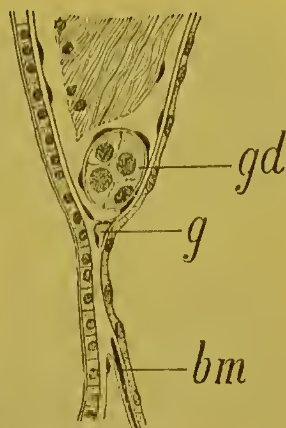


Fig. 895. Querschnitt durch ein Entwicklungsstadium entsprechend der Fig. 894 (nach Boveri).
bm Bauchmuskel, *g* Blutgefäss, *gd* Geschlechtsdrüse.

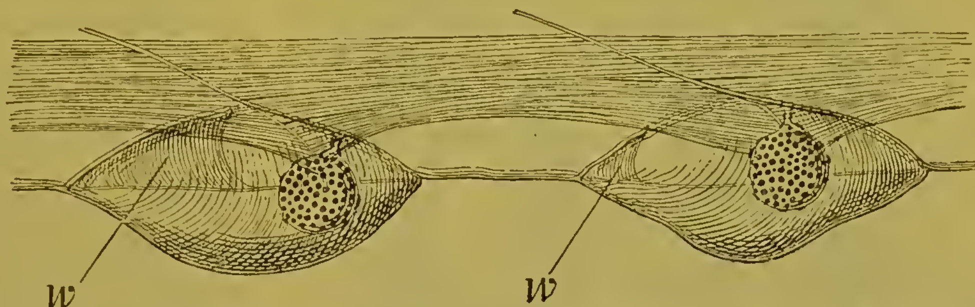


Fig. 896. Zwei hinter einander folgende Genitalsäckchen eines Amphioxus von 13 mm Länge (nach Boveri).

Eine Untersuchung der Genitalanlage in den jüngsten Stadien lässt erkennen, dass dieselbe als eine modificirte Stelle des Epithels an der vorderen Wand jedes Urwirbels auftritt (Fig. 891). Diese Epithelwucherung stülpt sich sodann bruchsackartig in die Höhle des vorhergehenden Urwirbels vor (Fig. 892, 893) und bildet auf diese Weise ein anfangs solides, später mit einem Lumen versehenes Knötchen (Fig. 894), welches an seiner Oberfläche mit einem Epithel, das der vorderen Wand des entsprechenden Dissepiments entstammt, überzogen ist und welches durch eine stielförmige Verlängerung des genannten Epithels mit dieser Wand zusammenhängt. Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die Genitaldrüse nicht in jenem Segmente ihren Ursprung nimmt, in welchem sie später gelegen ist. Sie entstammt vielmehr der vorderen Wand des nächstfolgenden Segmentes.

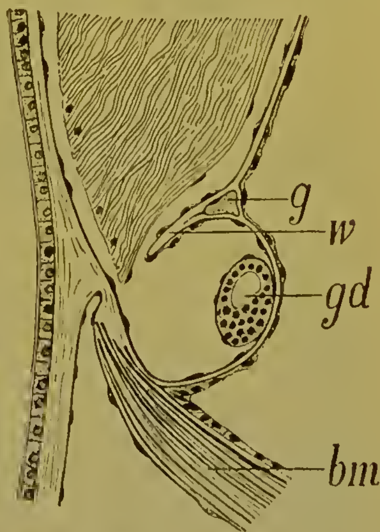


Fig. 897. Querschnitt durch die Genitalanlage des in Fig. 896 dargestellten Stadiums von Amphioxus (nach Boveri).
bm Bauchmuskel, *g* Blutgefäss, *gd* Genitaldrüse, *w* Scheidewand.

Der Querschnitt Fig. 895 zeigt die Verhältnisse einer Genitalanlage, welche ungefähr dem Stadium der Fig. 894 entspricht. Man erkennt, dass die Genitalanlage mit der medialen Wand des Urwirbels verlöthet ist, eine Verbindung, welche sich dauernd erhält. Die Genitalanlage liegt in diesem Stadium einfach noch in der Urwirbelhöhle. Die Figg. 896 und 897 zeigen, auf welche Weise sich der der Genitalanlage entsprechende Theil des Urwirbels zur Bildung einer gesonderten Genitalkammer abtrennt. Es geschieht dies durch die Ausbildung einer Falte, (*W*), welche von der vordersten Spitze des Genitalsäckchens nach hinten vorwächst, bis schliesslich bei Individuen von 16 mm Länge die Communication zwischen Genitalkammer und Urwirbel vollkommen unterbrochen erscheint. Die Genitalkammern entsprachen zunächst nur dem hinteren Winkel des betreffenden Ursegmentes. Erst secundär dehnen sie sich soweit nach vorne aus, dass jede Kammer an das hintere Ende der nächst vorderen sich anschliesst.

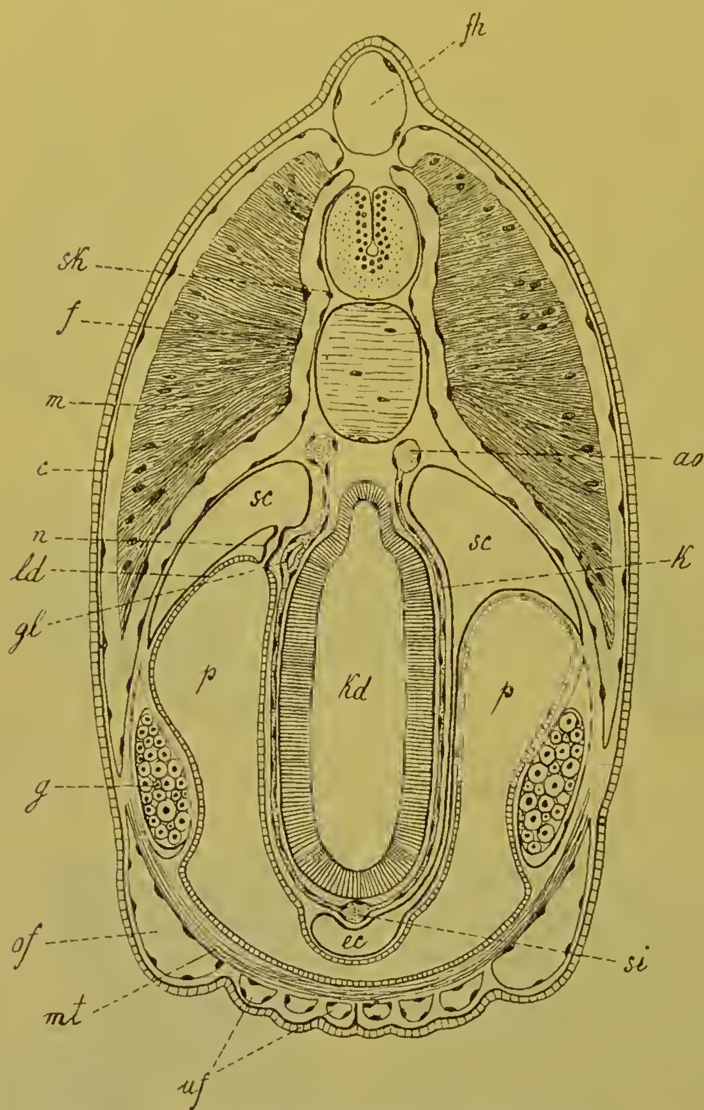


Fig. 898. Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion von Amphioxus, links die Verhältnisse eines secundären, rechts die eines primären Kiemenbogens zeigend (nach Boveri und Hatschek).

ao Aorta, *c* Cutisblatt, *ec* Endostylcölom, *f* Fascienblatt, *fh* dorsale Flossenhöhle, *g* Genitalsäckchen, *gl* Glomerulus, *k* Kiemengefäss, *kd* Kiemendarm, *ld* Ligamentum denticulatum, *m* Muskelplatte, *mt* Musculus transversus, *n* Nierenkanälchen, *of* Oberfaltenhöhle (Seitenfaltenhöhle), *p* Peribranchialraum, *sc* subchordales Cölom, *si* Truncus arteriosus (Kiemenarterie), *sk* Sclerablatt, *uf* Unterfaltenhöhlen.

Zum Schlusse müssen wir, um das hier gegebene Bild der Organisation von Amphioxus zu vervollständigen, die von Boveri (No. 1 und 2) am ausgebildeten Thiere gefundenen **Nierenkanälchen** in kurzem erwähnen. Dieselben finden sich im Bereiche des Kiemendarmes und stellen kurze Röhrchen dar, welche das subchordale Cölom (Fig. 898 *sc*) mit dem Peribranchialraum (*p*) in

Verbindung setzen. Die Röhrchen liegen an der medialen Seite des subchordalen Cölomsackes. Ihre Mündung in den Peribranchialraum findet sich in jenem obersten Winkel, wo die Wand des Peribranchialsackes, welche die Aussenseite der Kiemenbogen bekleidet, sich nach auswärts wendet, um mit der Wand des subchordalen Cölomsackes die als Ligamentum denticulatum (*ld*) bezeichnete dünne Scheidewand zu bilden. Das Ligamentum denticulatum reicht an den primären Kiemenbalken weiter nach abwärts, als an den secundären (Fig. 899 I und II). Die Nephridialkanäle sind branchiomer angeordnet. Ihre Ausmündungsstelle entspricht den secundären Kiemenbalken (Fig. 899). Man kann an jedem Kanälchen (*nk*) einen nach vorne verlaufenden absteigenden Ast und einen kürzeren hinteren Ast unterscheiden. Beide Aeste sind an ihren Enden gegen die subchordale Cölomhöhle geöffnet (*nc*, Trichter); ausserdem finden sich in den Verlauf des Kanälchens 3 bis 4 Trichteröffnungen eingeschaltet. In der Umgebung dieser Trichteröffnungen (*nc*) zeigen sich die Zellen der Wand des subchordalen Cöloms eigenthümlich modificirt. Es sind rundliche, stark lichtbrechende Zellen, welche mittelst frei durch die Leibeshöhle ausgespannter Fäden sich mit den Trichteröffnungen verbinden (Fadenzellen). In der Umgebung der Nephridialkanälchen bilden die oberen Enden der Kiemengefässe durch Anastomosenbildung je ein Gefässgeflecht, welches als Glomerus (Fig. 898 *gl*) bezeichnet werden kann.

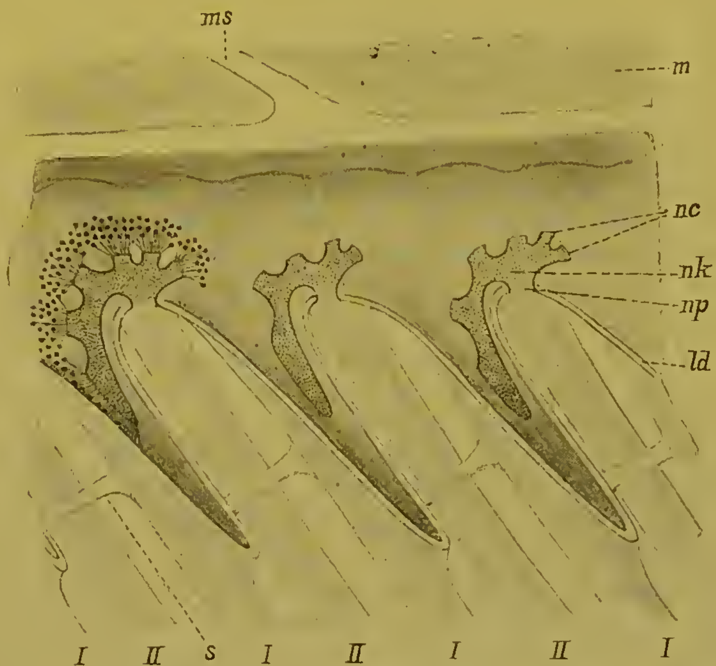


Fig. 899. Ein Stück von dem dorsalen Theil des linken Kiemendarms von Amphioxus mit drei Nierenkanälchen, von der lateralen Seite gesehen. Schematisch nach Boveri. *ld* Ligamentum denticulatum, *m* Myotom, *ms* Myoseptum, *nc* Mündungen des Nierenkanälchens in die Leibeshöhle, *nk* Nierenkanälchen, *np* Mündung des Nierenkanälchens in den Peribranchialraum, *s* Synaptikel, *I* primärer Kiemenbogen, *II* secundärer Kiemenbogen (Zungenbalken).

Boveri betrachtet die erwähnten Kanälchen als Homologa der Vornierenkanälchen der Cranioten und den Peribranchialraum von Amphioxus als das Homologon des Vornierenganges der Wirbelthiere. Es muss diessbezüglich auf die Ausführungen dieses Autors verwiesen werden. Ueber die Entwicklung dieser Nierenkanälchen ist bisher noch nichts bekannt geworden. Ebenso sind wir darüber im Ungewissen, in welchen Beziehungen dieselben zu dem oben erwähnten von Hatschek als Nephridium bezeichneten larvalen Organ stehen, doch sei erwähnt, dass die von Hatschek (No. 14) gegebene Abbildung dieses Organs eine gewisse Aehnlichkeit mit den von Boveri ent-

deckten Kanälchen erkennen lässt. Neuerdings sind gegen die theoretischen Ausführungen Boveri's von Semon und Van Wijhe (No. 22) Einwendungen erhoben worden.

Allgemeines.

Bezüglich der Frage nach der Stellung von Amphioxus im System schliessen wir uns der wohl jetzt von der Mehrzahl der Zoologen getheilten Auffassung an, wonach derselbe als überlebender Repräsentant einer sehr ursprünglichen Gruppe zu betrachten ist, welche dem Stamm der Vertebraten zum Ausgangspunkte gedient hat. Amphioxus zeigt bezüglich der meisten Organsysteme so ausserordentlich einfache, aber mit dem Grundplane des Vertebratentypus in Uebereinstimmung stehende Verhältnisse, dass wir ihn wohl mit Recht als das „Urwirbelthier" oder doch wenigstens als eine den hypothetischen Vertebratenahnen ausserordentlich nahe stehende Form betrachten dürfen. Es sei hier nur auf die primären Verhältnisse des Blutgefässsystems, vor Allem aber auf die Ausbildung des Leibeshöhlensystems hingewiesen, deren durch Hatschek erkannte Entwicklungsweise den Schlüssel für das Verständniss des Schichtenbaues der Wirbelthiere abgegeben hat. Es muss hier auch hervorgehoben werden, dass die Entwicklung von Amphioxus entschieden sehr ursprüngliche Charaktere erkennen lässt, eine Auffassung, gegen welche allerdings von Dohrn Einsprache erhoben worden ist. Doch lässt das Vorhandensein frei umher schwärmender, bewimperter Larven sich wohl kaum anders als in diesem Sinne deuten.

Bei der grossen Uebereinstimmung, welche zwischen Amphioxus und den Wirbelthieren vorherrscht, ist es von Wichtigkeit, die Unterschiede zwischen diesen Formen zu betonen. Amphioxus ist vor Allem ausgezeichnet durch die rostrale Verlängerung der Chorda dorsalis, durch die secundäre Vermehrung der Kiemenspalten und durch die Verdopplung jeder primären Kiemenspalte durch Theilung (Auswachsen des Zungenbalkens). Die letzteren Verhältnisse erinnern an die Vermehrung der Kiemenspalten bei den Ascidien. Bezüglich der Verhältnisse des Urogenitalsystems verweisen wir auf die Ausführungen Boveri's (No. 2), denen zufolge in den Nierenkanälchen des Amphioxus die Homologa der Vornierenkanälchen der Vertebraten, in dem Peribranchialraum vom Amphioxus das Homologon der Vornierengänge der Cranioten zu erkennen seien, während die Genitalsäckchen von Amphioxus den Gono-Nephrotomen der Cranioten und somit auch den Urnierenkanälchen derselben homolog wären. Selbst wenn wir uns auf den Boden der von Boveri aufgestellten Homologien stellen, so müssen wir doch immerhin gewisse Unterschiede in der Ausbildung des Urogenitalsystems von Amphioxus und den Vertebraten anerkennen, die dann allerdings nicht fundamentaler Natur wären. Durch die mächtige Ausbildung des Peribranchialraumes, welcher nach Boveri bei den Cranioten durch die Vornierengänge repräsentirt sein soll, schliesst sich Amphioxus den Tunicaten an. Zu den weiteren Eigenthümlichkeiten von Amphioxus wäre zu rechnen die Ausbildung der sog. vorderen Entodermsäckchen und der kolbenförmigen Drüse — Organe, über deren morphologische Bedeutung wir derzeit noch nichts Sicheres auszusagen im Stande sind.

Die oben angeführten Eigenthümlichkeiten scheinen dafür zu sprechen, dass Amphioxus gegenüber den Cranioten oder Vertebraten im engeren Sinne eine gewisse Selbstständigkeit der Stellung zukommt. Wir würden für dieselben schwer eine Erklärung finden können, wenn wir uns der

Annahme von Dohrn (vgl. oben pag. 1422) anschliessen wollten, der zufolge Amphioxus durch Degeneration aus der Gruppe der Cranioten hervorgegangen sein soll. Wir wollen nicht in Abrede stellen, dass Amphioxus in Folge seiner halbsedentären Lebensweise (Vergraben im Sande) gewisse Vereinfachungen und Rückbildungen erfahren haben mag. Vor Allem möchte man geneigt sein, solche für das wenig entwickelte Gehirn und die Sinnesorgane, vielleicht auch für das Locomotionssystem gelten zu lassen. Es ist natürlich schwer zu entscheiden, in wie weit der einfache Bau von Amphioxus auf primären oder durch Degeneration secundär erworbenen Eigenthümlichkeiten beruht. Immerhin scheint uns die Mehrzahl der aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie von Amphioxus bekannt gewordenen Thatsachen darauf hinzudeuten, dass wir es hier thatsächlich mit einer sehr ursprünglichen Form zu thun haben.

Zu den Eigenthümlichkeiten, welche wir an Amphioxus als secundär erworbene betrachten, gehört auch die merkwürdige Asymmetrie des Körperbaues, welche vor Allem an den Larvenformen zu erkennen ist, aber auch zum Theil an der ausgebildeten Form erhalten ist (Lage der Riechgrube, des Afters, des Leberblindsackes, Verhältnisse der Innervation des Velums und des definitiven Mundes nach Van Wijhe). Die Beobachtung Willey's, dass die Amphioxuslarven auf dem Grunde des Meeres auf der rechten Körperseite liegend ruhen, scheint darauf hinzudeuten, dass diese Asymmetrie in ähnlicher Weise erworben wurde, wie die der Pleuronectiden.

Wir betrachten demnach Amphioxus als eine sehr ursprüngliche Chordatenform, welche zu der hypothetischen Stammform der Cranioten in sehr nahen, zu den Tunicaten dagegen in etwas entfernteren Beziehungen steht. Jede Speculation über den Ursprung der Wirbelthiere und der Chordaten überhaupt wird mit Amphioxus als dem primitivsten Vertreter und dem Ausgangspunkt der ganzen Reihe zu rechnen haben. Unter allen Hypothesen[1]), welche über den Ursprung des Chordatenstammes bisher aufgestellt wurden, scheint derzeit die Ableitung desselben von den Anneliden die meisten Anhänger zu zählen. Als Begründer und hervorragendste Vertreter dieser Hypothese sind Semper (No. 46) und Dohrn (No. 30 und 31) zu nennen, während in neuerer Zeit eine ganze Reihe namhafter Forscher sich an dem weiteren Ausbau derselben betheiligt haben. Die Ansicht, dass die Vertebraten von Anneliden abstammen, stützt sich vor Allem auf die übereinstimmenden Verhältnisse der Segmentirung und die gleiche Art des Entstehens neuer Körpersegmente am hinteren Leibesende, ferner auf die übereinstimmenden Lagerungsbeziehungen der wichtigeren Organe, wenn wir die

[1]) Es lag nicht in unserer Absicht, die viel discutirte Frage nach dem Ursprunge der Chordaten anders, als in ganz aphoristischer Weise zu behandeln. Ein genaueres Eingehen auf dies schwierige Gebiet hätte ein Herbeiziehen der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere erfordert, was dem Plane des vorliegenden Werkes nicht entsprach. Wir haben bereits im vorhergehenden Capitel (pag. 1423) ausgeführt, dass die Tunicaten wenig zur Lösung der vorliegenden Frage beitragen. Sie sind als rückgebildete Glieder des Chordatenstammes zu betrachten, als deren ursprünglichste Form uns Amphioxus erscheint. Von den zahlreichen Theorien, welche bezüglich der Verwandtschaftsbeziehungen der Chordaten aufgestellt wurden, haben wir hier nur jene beiden herangezogen, welche am meisten durch wirklich vorliegende morphologische Thatsachen begründet erscheinen: die Ableitung der Chordaten von Anneliden und die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Chordaten und Balanoglossus. Die Hypothese der Nemertinenverwandtschaft haben wir oben (pag. 151) kurz erwähnt. Von einer Besprechung der in neuerer Zeit wieder angenommenen Beziehungen zwischen Vertebraten und Arthropoden glaubten wir hier absehen zu dürfen.

Annahme machen, dass der hypothetische Annelidenahn der Vertebraten eine derartige Drehung um seine Längsaxe erlitten hat, dass die frühere Bauchseite nun zur Rückenseite wurde, eine Vorstellung, welche schon dem Ausspruche von Geoffroy St. Hilaire zu Grunde liegt, „dass die Insecten auf dem Rücken laufende Wirbelthiere seien“. Unter der Annahme einer derartigen Umdrehung entspricht die Bauchganglienkette der Anneliden dem Medullarrohre der Chordaten, das ventrale Längsgefäss der Anneliden wird zur Aorta, während das Rückengefäss der Subintestinalvene entspricht. Ihre Hauptstütze gewann die Anneliden-Hypothese in der Entdeckung Semper's, wonach zwischen den Urnierenkanälchen der Selachierembryonen und den Segmentalorganen der Anneliden eine merkwürdige Uebereinstimmung des Baues zu erkennen war. Gerade die Annahme dieser Homologie ist jedoch durch die neueren Untersuchungen von Van Wijhe (No. 48), Rueckert (No. 44) und Boveri (No. 2) erschüttert, da wir Ursache haben, an der serialen Homologie der Vorniere und Urniere zu zweifeln und die Urniere als eine secundäre Erwerbung aufzufassen, welche jedenfalls mit Segmentalorganen Nichts zu thun hat. Nach dieser Richtung könnte eher die Vorniere in Frage kommen.

Immerhin bietet die Ableitung der Wirbelthiere von den Anneliden gewisse, nicht unerhebliche Schwierigkeiten dar. Zu diesen gehört vor Allem die Lage des Mundes. Während bei den Anneliden der Schlund das Centralnervensystem in der Gegend des Schlundrings derart durchbohrt, dass das supraösophageale Ganglion an der einen, das Bauchmark an der anderen Seite des Schlundes zu liegen kommt, findet sich keine derartige Beziehung des Stomodaeums zum Centralnervensystem bei den Vertebraten. Man hat die verschiedenartigsten Hypothesen zu Hülfe genommen, um über diese Schwierigkeiten hinwegzukommen. Man hat in einer Verbindung des N. hypoglossus und trigeminus das Aequivalent des Schlundringes bei den Wirbelthieren entdecken wollen (Schneider). Man hat angenommen, dass bei den ursprünglichen Wirbelthierahnen der Schlund in der Medianebene zwischen den noch unverbundenen, paarigen Kopflappen des Gehirns nach vorne gerückt sei (Van Beneden und Julin No. 29), während andere Forscher (Kleinenberg, Beard No. 27, v. Kennel No. 35a) das supraösophageale Ganglion durch Atrophie verschwinden lassen und das Gehirn und Rückenmark der Vertebraten ausschliesslich dem Bauchmark der Anneliden gleichsetzen. In Zusammenhang mit diesen Ideen steht die Frage nach dem ursprünglichen Wirbelthiermunde. Unter der Annahme, dass das Vorderhirn der Vertebraten dem Supraösophagealganglion der Anneliden entspricht, wird man vermuthen müssen, dass der ursprüngliche, den Schlundring durchbohrende Mund der Wirbelthiere verschwunden sei. Der definitive Mund der Wirbelthiere würde als secundäre Bildung zu betrachten sein. Er wird von vielen Forschern als durch Verschmelzung von Kiemenspalten entstanden betrachtet. Thatsächlich spricht Vieles dafür, dass der Mandibularbogen als ein zum Munde beigezogener Kiemenbogen zu betrachten ist. Damit ist jedoch für die Herleitung des Wirbelthiermundes von Kiemenspalten noch Nichts entschieden. So weit Amphioxus in Betracht kommt, zeigt die Entwicklungsgeschichte desselben keine Hinweise darauf, dass sich der Mund desselben von Kiemenspalten herleitet. Der Mund entsteht hier nach einem etwas anderen Typus (vgl. oben pag. 1442) und an anderer Stelle als die Kiemenspalten. Daher hat sich auch Hatschek (No. 8) dahin ausgesprochen, dass die Schlundpforte bei Amphioxus nicht als Kiemenspalte zu betrachten sei.

Man ist vielfach bemüht gewesen, in weiterer Verfolgung der eben angeführten Ideen, Reste des primären Wirbelthiermundes aufzufinden, und hat dieselben in der Rautengrube, der Zirbeldrüse und der Hypophysis gesucht. Noch neuerdings wird die Hypophysis von Beard (No. 27), sowie von Kupffer (No. 38) als primärer Mund (Palaeostoma) der Wirbelthiere gedeutet.

Immerhin kann man sagen, dass eine vollständig befriedigende Lösung der mit allen diesen Fragen verbundenen Schwierigkeiten derzeit noch aussteht.

Ebenso wie in Bezug auf die Frage nach der Entstehung des Wirbelthiermundes hat man auch nach anderen Richtungen die Verbindung zwischen Wirbelthieren und Anneliden zu befestigen gesucht. Wir erinnern an den Fund von Organen der Seitenlinie bei Capitelliden durch Eisig, die Homologisirung der Spinalganglien der Vertebraten mit den Parapodialganglien der Anneliden durch Kleinenberg (No. 36), an die Herleitung der unpaaren Flosse der Selachier von verschmolzenen Annelidenparapodien durch P. Mayer (No. 39), an den Versuch der Ableitung der Vertebratenaugen von Annelidenaugen durch v. Kennel (No. 35a) etc. Die Annelidenhypothese hat zu ihrer Stütze und Ergänzung einer Anzahl von Unterhypothesen bedurft. Nichtsdestoweniger müssen wir anerkennen, dass die Kluft, welche die Anneliden von den Chordaten scheidet, noch heute eine sehr erhebliche ist. Schon Balfour hat darauf hingewiesen, dass die beiden typischesten Organbildungen der Chordaten, die Chorda dorsalis und die Kiemenspalten, sich bei den Anneliden nicht vorgebildet finden. Es hat allerdings nicht an Versuchen gefehlt, auch die Aequivalente dieser Bildungen bei Anneliden nachzuweisen. Die Entstehung des Mundes aus paarigen Anlagen bei der Knospung von Nais und Chätogaster (Semper) wurde mit der Bildung von Kiemenspalten verglichen, während die verschiedenartigsten Bildungen der Anneliden für Homologa der Chorda angesehen wurden. Am meisten Beachtung verdient hinsichtlich des letzteren Punktes die Ansicht von Ehlers (No. 32) und Eisig (No. 33), welche in dem sog. Nebendarm der Capitelliden und Euniciden (sowie in ähnlichen Bildungen der Gephyreen) das Homologon der Chorda erblicken. Dagegen verdient erwähnt zu werden, dass Kleinenberg's (No. 36) Untersuchungen bezüglich dieses Punktes zu keinem befriedigenden Resultat geführt haben. „In der Entwicklung der meisten Anneliden,“ sagt Kleinenberg, „erscheint keine Spur des Nebendarmes; ich fand ihn nur bei den Larven derjenigen Formen, die ihn auch im erwachsenen Zustande besitzen, nämlich bei Capitelliden und Euniciden. Bei einer Larve der letzteren hängt er als ziemlich kurze Schlinge unter dem Hauptdarm und mündet vorn und hinten in diesen. Die Capitelliden bilden frühzeitig ein Divertikel vom hintersten Theil des Archenterons, das nach vorn wächst. Ich glaube, dass dies die Anlage des Nebendarms ist, bin dessen jedoch nicht ganz sicher.“ Hinsichtlich der Entstehung der Kiemenspalten wird man annehmen dürfen, dass ursprünglich blind geschlossene Darmdivertikel secundär nach aussen durchgebrochen seien, um dem Athemwasser einen Abfluss zu ermöglichen. Die Annahme eines derartigen Durchbruches wird durch das thatsächliche Vorkommen solcher Communicationsporen gestützt. Es sei hier an die Oeffnung an den Tentakelenden der Actinien, sowie an den Leberschläuchen einiger Aeolidier erinnert.

Unserer Ansicht nach ist das Fundament der Anneliden-Hypothese noch durchaus nicht als ein gesichertes zu betrachten. Es fehlt — wie

uns scheint — der überzeugende Nachweis, dass die zahlreichen Uebereinstimmungen, welche thatsächlich zwischen den Anneliden und den Chordaten bestehen, auch wirklich auf Homologie beruhen. Der Kernpunkt der Frage liegt unseres Erachtens in der Entscheidung darüber, ob wir genöthigt sind, die gleiche Art der segmentalen Gliederung des Körpers in beiden Gruppen durch gemeinsame Abstammung hervorgehen zu lassen. Offenbar lässt sich — wie diess auch Bateson (No. 26) ausgeführt hat — kein entscheidender Grund gegen die Annahme anführen, dass die charakteristische Segmentirung des Körpers in beiden Gruppen (der Anneliden und Chordaten) gesondert aufgetreten sei, mit anderen Worten, dass die beiden Gruppen gemeinsame Stammform noch unsegmentirt gewesen sei. In diesem Sinne hat Balfour (No. 25) die Vermuthung geäussert, „dass wir uns nach den Vorfahren der Chordaten nicht unter den Verwandten der gegenwärtigen Chätopoden, sondern unter einer Gruppe von gegliederten Formen umzusehen hätten, welche aus demselben ungegliederten Typus hervorgegangen seien, wie die Chätopoden, bei welchen sich aber zwei seitliche Nervenstämme, gleich denen der Nemertinen, dorsal statt ventral zur Bildung eines medianen Nervenstranges vereinigt hätten, etc."

Wenn wir nach dem Gesagten die Abstammung der Chordaten von Anneliden als nicht sicher erweisbar betrachten und die übrigen Gruppen der Wirbellosen zum Vergleiche heranziehen, so tritt uns in erster Linie Balanoglossus entgegen, welcher durch den Besitz von Kiemenspalten der Schlundregion und eines dorsalwärts verlaufenden Nervenstranges eine merkwürdige Uebereinstimmung mit dem Chordoniertypus aufweist. Thatsächlich wurde diese Form schon früher von Gegenbaur und Huxley und neuerdings besonders von Bateson, Haeckel, Schimkewitsch, Morgan, Roule u. A. in nähere Beziehungen zu den Chordaten gebracht. Wir sind weit davon entfernt, die verschiedenen Homologien, welche Bateson zwischen Balanoglossus und Amphioxus annimmt, als festgestellt zu betrachten, und verweisen diessbezüglich auf die eingehende Kritik von Seiten des berufensten Beurtheilers, Spengel's (No. 47 pag. 721 und ff.), welcher jegliche verwandtschaftliche Beziehung zwischen Chordaten und Balanoglossus in Abrede stellt. Bateson (No. 26) homologisirt den dorsalen Nervenstrang im Bereiche der Kragenregion von Balanoglossus (das sog. Kragenmark) mit dem Medullarrohr der Vertebraten. Das vordere Darmdivertikel (der sog. Eicheldarm) von Balanoglossus (vgl. pag. 249, Fig. 165 *di*) ist für ihn, sowie für Koehler, das Homologon der Chorda dorsalis. Die sog. Eichelcölomanlage wird mit dem vorderen unpaaren Abschnitt des Urdarmes von Amphioxus (Fig. 872 *B*) homologisirt. Unter dieser Annahme entspricht die Ausmündung, welche das linke vordere Entodermdivertikel von Amphioxus nach aussen gewinnt, dem Eichelporus von Balanoglossus. Eine von Bateson als „Operculum" bezeichnete hintere Faltenbildung der Kragenregion soll den Epipleuren von Amphioxus entsprechen. Endlich wurde schon von Gegenbaur der ventrale nutritorische Abschnitt des Kiemendarmes von Balanoglossus (pag. 250, Fig. 166 *d*) mit dem Endostyl der Tunicaten verglichen. Spengel (No. 47) hat auf die Schwierigkeiten, die sich diesen Homologisirungen in den Weg stellen, hingewiesen und legt besonderes Gewicht auf die beträchtlichen Unterschiede, welche sich bezüglich der Lage der Kiemen (dorsal bei Balanoglossus, ventral bei Amphioxus), der Ausbildung des Blutgefässsystems und der Genitalorgane zwischen beiden Gruppen erkennen lassen. Immerhin scheint uns die blosse Thatsache

des Vorhandenseins von Kiemenspalten bei Balanoglossus, und die merkwürdige Uebereinstimmung ihrer Details mit denen von Amphioxus (U-förmige Gestalt durch Auswachsen von Zungenbalken, chitinöse Skeletbildungen in Form von Gabelzinken, Vorhandensein von Synaptikeln) von solcher Bedeutung zu sein, dass wir den Gedanken nicht abweisen können, dass in Balanoglossus thatsächlich die einzige noch lebende Form der Wirbellosen vorliegt, welche zu den Chordaten in näheren verwandtschaftlichen Beziehungen steht. Wenn wir uns aber auf den Boden einer solchen Annahme stellen, so rücken die Chordaten nothwendiger Weise etwas weiter von den Anneliden ab, da Balanoglossus zu der letzteren Gruppe nur entferntere Beziehungen aufweist. Inwieweit sich die Schwierigkeiten, welche derzeit sich der Feststellung strengerer Homologien zwischen Balanoglossus und Amphioxus in den Weg stellen, beseitigen lassen, müssen wir späteren Untersuchungen anheimstellen.

Die Frage nach der Abstammung der Chordaten wird durch die Annahme von verwandtschaftlichen Beziehungen derselben zu den Enteropneusten nicht gelöst, da die letztere Gruppe selbst ungemein isolirt dasteht. Nur aus dem Bau der Balanoglossuslarve lässt sich ein entfernterer Zusammenhang mit den Echinodermen erschliessen. Wir müssen uns bei dem Gedanken resigniren, dass wir vorläufig nicht im Stande sind, anzugeben, von welchen Urformen die Chordaten und mit ihnen Balanoglossus herzuleiten sind. Der Ursprung der Wirbelthiere verliert sich in das Dunkel uns unbekannter Formen.

Literatur.

1. **Boveri, Th.** *Ueber die Niere des Amphioxus. Münchener Med. Wochenschr. No. 26. 1890.*
2. **Boveri, Th.** *Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Spengels Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. V. 1892.*
3. **Boveri, Th.** *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*
4. **Hatschek, B.** *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. 1881.*
5. **Hatschek, B.** *Mittheilungen über Amphioxus. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.*
6. **Hatschek, B.** *Zur Entwicklung des Amphioxus. Tagebl. 59. Vers. D. Naturf. Aerzte in Berlin. p. 271. 1886.*
7. **Hatschek, B.** *Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*
8. **Hatschek, B.** *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 6. Vers. in Wien. Ergänz. H. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*
9. **Kohl, C.** *Einige Bemerkungen über Sinnesorgane des Amphioxus lanceolatus. Zoolog. Anz. 13. Jahrg. 1890.*
10. **Kowalevsky, A.** *Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Impér. de St. Petersbourg. (7) Tom. 11. 1867.*
11. **Kowalevsky, A.** *Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. 13. Bd. 1877.*
12. **Lankester E. Ray.** *Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus Yarell. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 29. 1889.*
13. **Lankester E. Ray** und **Willey, A.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31. 1890.*
14. **Leuckart, R.** und **Nitsche, H.** *Zoologische Wandtafeln. Cassel. Die 72. Tafel enthält die Abbildung einiger bisher noch nicht publicirter Stadien von Amphioxus. Vgl. auch den begleitenden Text von Hatschek.*

15. **Leuckart, R.** und **Pagenstecher, A.** *Untersuchungen über niedere Seethiere. 1. Amphioxus lanceolatus. Arch. f. Anat. und Phys. 1858.*

16. **Lwoff, B.** *Ueber Bau und Entwicklung der Chorda von Amphioxus. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 9. Bd. 1889.*

17. **Lwoff, B.** *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.*

18. **Schultze, M.** *Beobachtung junger Exemplare von Amphioxus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 3. Bd. 1851.*

19. **Spengel, J. W.** *Beiträge zur Kenntniss der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrbüch. Abth. f. Anat. 4. Bd. 1890.*

20. **Weiss, F. E.** *Excretory tubules in Amphioxus lanceolates. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 31. 1890.*

21. **Van Wijhe, J. W.** *Die Kopfregion der Cranioten bei Amphioxus etc. Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889.*

22. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber Amphioxus. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.*

23. **Willey, A.** *The later larval development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 32. 1891.*

23a. **Wilson, E. B.** *On Multiple and Partial Development in Amphioxus. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.*

Zur Phylogenie der Chordaten.

24. **Balfour, F. M.** *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

25. **Balfour, F. M.** *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe. 1881. 2. Bd. pag. 279 ff.*

26. **Bateson, W.** *The ancestry of the Chordata. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26. 1886.*

27. **Beard, J.** *The old mouth and the new. A study in Vertebrate morphology. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*

28. **Beard, J.** *Some annelidan affinities in the ontogeny of the Vertebrate nervous system. Nature. Vol. 39. 1889.*

29. **Van Beneden, E.** und **Julin, Ch.** *Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. 6. Bd. 1887.*

30. **Dohrn, A.** *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig. 1885.*

31. **Dohrn, A.** *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. No. 1 und 2 in Mittheilungen Zool. Stat. Neapel. Bd. 3. 1882. No. 3. ibid. Bd. 4. 1883. No. 4. 5. 6. ibid. Bd. 5. 1884. No. 7. 8. 9. 10. ibid. Bd. 6. 1886. No. 11. 12 ibid. 7. Bd. 1886—87. No. 13. 14. ibid. Bd. 8. 1888. No. 15. ibid. Bd. 9. 1889—91. No. 16. 17. ibid. Bd. 10. 1891.*

32. **Ehlers, E.** *Nebendarm und Chorda dorsalis. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. 1885.*

33. **Eisig, H.** *Monographie der Capitelliden. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 16 Monogr. 1887.*

34. **Haeckel, E.** *Anthropogenie. 4. Aufl. Leipzig. 1891.*

35. **Hubrecht, A. A. W.** *The relation of the Nemertea to the Vertebrata. Qu. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27. 1887.*

35a. **v. Kennel, J.** *Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.*

36. **Kleinenberg, N.** *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus etc. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 44. Bd. 1886.*

37. **Köhler, R.** *Sur la parenté du Balanoglossus. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.*

38. **Kupffer, C. von.** *Studien zur vergl. Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 1. Heft. München und Leipzig 1883.*

39. **Mayer, P.** *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 6. Bd. 1886.*

40. **Mayer, P.** *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 7. Bd. 1887.*

41. **Morgan, T. H.** *The growth and Metamorphosis of Tornaria. Journ. of Morphology. Vol. 5. 1891.*

42. **Roule, L.** *Les affinités zoologiques des Vertébrés. Revue Scientifique. Tom. 49. 1892.*

43. **Rückert, J.** *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässe bei Selachier-Embryonen. Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888.*

44. **Rückert, J.** *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1888.*

45. **Schimkewitsch, W.** *Ueber die morpholog. Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. Anat. Anz. 5. Bd. 1890.*

46. **Semper, C.** *Die Stammverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. 2. Bd. 1875.*

47. **Spengel, J. W.** *Monographie der Enteropneusten in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Derzeit im Druck.*

48. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. Mikroks. Anat. 33. Bd. 1888.*

49. **Van Wijhe, J. W.** *Ueber die Entwicklung des Excretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz. 3. Jahrg. 1888.*

SACH-REGISTER.

AUTOREN-REGISTER.

A.

B.

C.

D.

H.

I und J.

K.

L.

M.

N.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

INHALTSVERZEICHNISS.



Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

